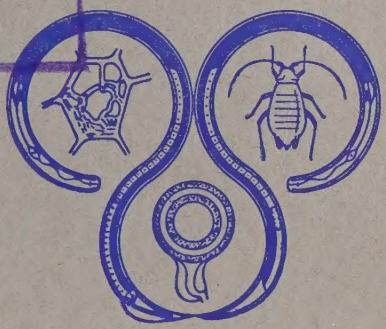
EXD.

TIJDSCHRIFT OVER PLANTENZIEKTEN

OMMONWEALTH INST
NTOMOLOGY LIBRARY
- 3 AUG 1956
IAL Eu. 86
EPARATE

JAARGANG 62 - 1956

3e AFLEVERING



Uitgave van de

NEDERLANDSE PLANTENZIEKTENKUNDIGE VERENIGING

Onder redactie van

Mej. H. L. G. DE BRUYN; Dr J. A. A. M. H. GOOSSENS; Ir P. HUS;
Prof. Dr A. J. P. OORT en Dr H. J. DE FLUITER (Secretaris)

Redactie-adres: Instituut voor Plantenziektenkundig Onderzoek,
Binnenhaven 4*a*, Wageningen

BESTUUR
VAN DE NEDERLANDSE PLANTENZIEKTENKUNDIGE VERENIGING

Dr J. G. ten Houten, Wageningen, *voorzitter.*
Ir J. A. J. VEENENBOS, Plantenziektenkundige Dienst, Wageningen, *Secretaris.*
Dr P. A. van der Laan, Laboratorium voor Phytopathologie der Landbouwhogeschool, Wageningen, *1e penningmeester.* Postrekening nr 346310 t.n.v. Penningmeester Ned. Plantenziektenkundige Vereniging, Wageningen.
Mej. F. Quak, Binnenhaven 4a, Wageningen, *2e penningmeesteresse.*
Dr Ir C. Mastenbroek, Hoofddorp.
G. Houtman, Hoorn.
A. van Herwijnen, St Pancras.

Lidmaatschap Ned. Plantenziektenkundige Vereniging

Nederland, Indonesië, Suriname en Curaçao f 6,—, België f 6,— of 80 francs, Buitenland f 7,—. Leden ontvangen het tijdschrift gratis.

Abonnement Tijdschrift

Nederland, Indonesië, Suriname en Curaçao f 8,50, België f 8,50 of 115 frs. Buitenland f 11,50. Betalingen op postrekening 346310 t.n.v. Penningmeester Ned. Plantenziektenkundige Vereniging te Wageningen.

Advertentiën

Prijzen per plaatsing: ⅛ pag. f 12,50; ¼ pag. f 20,—; ½ pag. f 30,—; 1 pag. f 55,—.
Bij 3 maal plaatsen van dezelfde advertentie 10 procent korting.
Bij 6 maal plaatsen van dezelfde advertentie 20 procent korting.

Voor plaatsing wende men zich tot de secretaris der Redactie-Commissie, p.a. Binnenhaven 4*a*, Wageningen, tel. 2151, of tot H. Veenman & Zonen, Wageningen, tel. 2242.

INHOUD

Blz.

D.E. VAN DER ZAAG – Overwintering en Epidemiologie van Phytophthora Infestans, tevens enige nieuwe bestrijdingsmogelijkheden. *With a summary: Overwintering and epidemiology of Phytophthora infestans, and some new possibilities of control* 91

T.Pl.ziekten 62 (1956): 89–156

OVERWINTERING EN EPIDEMIOLOGIE VAN PHYTOPHTHORA INFESTANS, TEVENS ENIGE NIEUWE BESTRIJDINGSMOGELIJKHEDEN[1)2)]

With a summary:
Overwintering and epidemiology of Phytophthora infestans, and some new possibilities of control

DOOR

D. E. VAN DER ZAAG

Laboratorium voor Phytopathologie, Landbouwhogeschool, Wageningen

INHOUD

Algemene inleiding 91
I. De overwintering 95
1. Literatuuroverzicht 95
2. Methode van onderzoek 98
3. Veldwaarnemingen 100
A. Waarnemingen op afvalhopen 100
B. Waarnemingen op aardappelvelden 101
4. Veldproeven 104
5. De wijze waarop uit aangetaste knollen zieke planten ontstaan . . 107
A. Literatuur 107
B. Eigen onderzoek 108
6. Factoren die het ontstaan van secundair-zieke planten bepalen . . 110
A. De verhouding waardplant – parasiet in de knol gedurende de bewaring 110
B. De betekenis van de afstand van mycelium – oog op het tijdstip van het poten 114
C. De verhouding waardplant – parasiet in knol en stengel na het poten 116
7. Bespreking 119
II. De epidemiologie 121
1. Inleiding 121
2. Het aantal primaire haarden 121
3. De verspreiding van Phytophthora vanuit de primaire haarden . . 123
A. Enige waarnemingen betreffende de verspreiding 123
B. De betekenis van de vatbaarheid van het ras 127
C. De betekenis van het percentage land met aardappelen . . . 130
D. De afstand die sporangiën kunnen afleggen 130
E. Enige gegevens over het macro- en microklimaat 132

[1)] Deze publikatie is mede mogelijk gemaakt door financiële steun van het Ritzema Bosfonds en het Hesselink van Suchtelenfonds.
[2)] Verschijnt ook als Med. 161 van het Lab. voor Phytopathologie.

4. Het ontstaan van een epidemie 134
5. Bespreking 135
III. Enige nieuwe aspecten betreffende de bestrijding 138
1. Phytosanitaire maatregelen 138
A. Het poten van gezonde knollen 138
B. Het vernietigen van opslag van zieke weggeworpen knollen . . 138
C. Het vernietigen van primaire haarden 139
2. Het desinfecteren van pootaardappelen 140
3. Nieuwe mogelijkheden voor de veredeling 145

Summary 147

Literatuur 155

ALGEMENE INLEIDING

De ernstige gevolgen, die de aardappelziekte, veroorzaakt door *Phytophthora infestans* (MONT.) DE BARY, in het midden van de vorige eeuw in Ierland heeft gehad, worden dikwijls in publikaties vermeld. Minder bekend is, dat ook in Nederland door het optreden van deze ziekte in 1845 en daarna vele mensen in moeilijke omstandigheden zijn geraakt. Hoewel de opbrengst van aardappelen vóór 1845 aan jaarlijkse schommelingen onderhevig was, gold de aardappel toch als een oogstzeker gewas. Kleine landbouwers en landarbeiders konden met behulp van zelfverbouwde aardappelen de wintermaanden doorkomen. Voor hen was een stukje aardappelland onmisbaar. Landarbeiders moesten hiervoor dikwijls een abnormaal hoge pacht betalen. In Herwijnen werd volgens HOOYER (1847) voor één morgen[1]) soms meer dan f 100,— pacht betaald. De aardappelprijs was vóór 1845 ongeveer 1 à 2 gulden per hl. De betekenis van zelfverbouwde aardappelen voor de landarbeiders komt hier duidelijk naar voren.

De aardappelziekte kwam in het beruchte jaar 1845 omstreeks 25 juli in de Betuwe voor en 28 juli in Groningen (Staats-courant 16 september 1845). Het weer was in juli en in de eerste helft van augustus bijzonder gunstig voor het optreden van de ziekte (Alg. Versl. Landb. 1845). Onder deze omstandigheden breidde de schimmel zich zeer snel uit, zodat in een korte tijd vele aardappelpercelen ernstig door de ziekte waren aangetast. Wanneer men bedenkt, dat in die tijd aardappelen later gepoot werden dan tegenwoordig, zal het iedereen duidelijk zijn, dat de opbrengst in 1845 wel erg laag moet zijn geweest. De hoeveelheid neerslag was in augustus bijzonder groot, zodat vooral op de zwaardere gronden zeer veel knolaantasting voorkwam. Verschillende landbouwers hebben hun aardappelland omgeploegd om opnieuw aardappelen te poten in de veronderstelling, dat dit nieuwe gewas wel gezond zou blijven. Ze hebben niet veel succes gehad.

Nauwkeurige gegevens over de aardappelopbrengst in 1845 zijn niet bekend. In de Bommelerwaard waar men gewend was aan opbrengsten van 200–300 hl per ha, schijnt de gemiddelde opbrengst ongeveer 6 hl per ha geweest te zijn. (Meded. Geld. My. 1846). Uit het „Algemeen verslag wegens den staat van den landbouw in het Koninkrijk der Nederlanden 1845" zijn de volgende gegevens overgenomen:

Provincie	*Aardappelopbrengst in 1845*
Limburg	10% van de normale opbrengst
Noord-Brabant	25% van de normale opbrengst
Zeeland	Aardappeloogst geheel mislukt
Noord- en Zuid-Holland	35% van de normale opbrengst
Utrecht	25% van de normale opbrengst
Gelderland	Op de kleigrond bijna geen opbrengst
	Op de zandgrond lage opbrengst
Overijssel en Friesland	Zeer lage opbrengst[2])
Groningen en Drenthe	Zeer lage opbrengst

[1]) Hiermee is waarschijnlijk een Gelderse morgen = ± 0,3 ha bedoeld.
[2]) Volgens DORST (1929) was de opbrengst in Friesland 25% van de normale opbrengst.

In 1846 waren de opbrengsten al niet veel beter. De gevolgen van deze misoogsten waren bijzonder groot. De aardappelprijzen liepen sterk op. THYN (1949) deelt mee, dat enkele landbouwers in Katwijk in 1844 f 0,25 per hl voor vroege aardappelen ontvingen. In 1845 verkochten deze landbouwers aardappelen voor f 10,— per hl. Tengevolge van de schaarste aan aardappelen werden ook de andere levensmiddelen duurder. De prijs van tarwe en rogge werd ongeveer twee maal zo hoog. Volgens KLEYWEGT & VAN DER KNAAP werd op het eiland Rozenburg f 24,— per hl tarwe betaald, terwijl in 1844 de tarweprijs f 6,— à f 8,— per hl was.

Voor vele landarbeidersgezinnen brak een zeer moeilijke tijd aan. De aardappel waarvan ze nog enige verdiensten plachten te hebben en waarmee ze zich vooral moesten voeden, liet hen in de steek. Met hun toch al zo karig loon moesten ze dure levensmiddelen gaan kopen. HOOYER (1847) heeft een beschrijving gegeven van de wantoestanden, die hierdoor in vele gezinnen in de Betuwe zijn ontstaan. „Grote scharen van behoeftigen trokken langs de huizen en daaronder vele mannen en jongelingen, die nooit gebedeld hadden." In Herwijnen gingen vele mensen voor f 0,15 per dag zwaar graafwerk verrichten. Met dat werk konden ze nauwelijks één brood van 10 ons per dag verdienen. Deze mensen waren nog blij, dat ze werk hadden. Vele gezinnen hadden in het geheel geen inkomsten. In die jaren werd de helft van de inwoners van de dorpen in de omgeving van Zalt-Bommel bedeeld, maar omdat zoveel nood gelenigd moest worden, waren de middelen lang niet toereikend. Verscheidene mensen zijn van honger gestorven. HOOYER staaft zijn bewering met doktersverklaringen. Hoewel aangenomen moet worden, dat de Betuwe één van de zwaarst getroffen gebieden is geweest, bleek ook elders in Nederland de nood hoog gestegen te zijn. Het sterftecijfer was volgens THYN (1949) in 1846 met 25% gestegen. In 1847 was de nood zo groot geworden, dat op 2 mei een algemene biddag werd gehouden. De regering trachtte door openbare werken de arbeiders te helpen. Ook werden de invoerrechten van granen en aardappelen verlaagd om prijsstijgingen zoveel mogelijk tegen te gaan. De bevolking heeft zich tamelijk rustig gehouden, hoewel het in enkele steden o.a. Amsterdam, Haarlem, Delft, Franeker, Leeuwarden en Groningen tot kleine uitbarstingen is gekomen (THYN 1949).

Voor vele landbouwers zijn deze jaren nog niet zo slecht geweest. De prijzen van andere produkten liepen zo hoog op, dat de verliezen, aan aardappelen geleden, hierdoor weer werden goed gemaakt (KLEYWEGT & VAN DER KNAAP). Het aardappelareaal kromp sterk in. In de Bommelerwaard waar in 1845 op 60% van het bouwland aardappelen voorkwamen, was dit in 1846 teruggelopen tot 28%. Volgens gegevens van DORST (1929) bedroeg in Friesland in 1847 het aardappelareaal slechts 57% van dat in 1845.

Na 1846 kwamen er jaren, waarin de aardappelziekte minder hevig optrad. Ook gingen de landarbeidersgezinnen zich langzamerhand aan de nieuwe toestand aanpassen door minder eenzijdig op de aardappelteelt te steunen. Bovendien bleek reeds spoedig, dat sommige rassen veel minder vatbaar waren voor de ziekte dan andere rassen.

Verschillende onderzoekers hebben zich afgevraagd, hoe het mogelijk was, dat de aardappelziekte in 1845 in geheel West-Europa ineens zo algemeen voorkwam. Dikwijls wordt de veronderstelling geuit, dat de ziekte vóór 1845 al geruime tijd in Duitsland en België aanwezig was. De mening dat de aardappelziekte in Duitsland reeds voorkwam, berust vooral op gegevens van VON MAR-

TIUS (1843) en HALLIER (1868). Volgens BERGSMA (1845) was ook in Nederland de ziekte al vóór 1845 bekend. VON MARTIUS en BERGSMA hebben zeer waarschijnlijk Fusarium-zieke knollen vereenzelvigd met Phytophthora-zieke knollen. Een commissie in Duitsland (BERGSMA 1846) en VROLIK, NUMAN, VAN HALL en BRANTS in Nederland (Staats-courant 22 september 1845) namen het standpunt in, dat de aardappelziekte niets te maken had met de door VON MARTIUS beschreven ziekte. Evenals BERGSMA noemt HALLIER (1868) de krulziekte (een virusziekte) in één adem met de aardappelziekte. Uit hun gegevens mag men daarom geen conclusies trekken. De mededeling van MORREN (1845), dat in 1842 in de omgeving van Luik de aardappelziekte al voorkwam, is waarschijnlijk meer betrouwbaar.

DU MORTIER (1845) heeft een beschrijving gegeven van het verloop van de ziekte in België. Eind juni 1845 kwamen in het zuiden de eerste verschijnselen voor. Tussen 6 en 8 juli vond er een massale verspreiding plaats. Op 24 juli constateerde hij de ziekte bij Luik. In die tijd trad de aardappelziekte ook in de Betuwe op. Volgens VIS (1846) waren de aardappelen half augustus 1845 in de omgeving van Frankfurt nog gezond en tussen Keulen en Aken kwam de ziekte nog maar in zeer lichte graad voor, terwijl in België en Zeeland de aardappelen op dat tijdstip ernstig aangetast waren. Hij heeft dezelfde symptomen in 1844 ook al op Walcheren in aardappelen gezien. De beschrijvingen van DU MORTIER (1845) en VIS (1846) doen vermoeden, dat de aardappelziekte in België en in Zeeland is begonnen. Door het bijzonder vochtige weer heeft de schimmel zich in korte tijd over grote afstanden verspreid. Het is echter niet uitgesloten, dat ook op andere plaatsen de ziekte reeds voorkwam, maar betrouwbare gegevens hierover ontbreken.

MASTENBROEK (1952) heeft een schatting gemaakt van de schade, welke jaarlijks door Phytophthora wordt veroorzaakt en welke kosten met de huidige bestrijding gepaard gaan. Ondanks de genomen maatregelen komt hij tot een gemiddeld verlies van ± f 15.000.000,—. Daarbij komen nog de sproeikosten, die door hem op ± f 5.000.000,— geschat worden. Te zamen wordt dit ± f 20.000.000,—, een bedrag dat hij gelijk stelt aan ± 13.000 ha aardappelen. Zijn schatting is aan de voorzichtige kant. Ook de extra-kosten van het sorteren van zieke partijen worden door hem wel genoemd, maar niet geschat. Wanneer men gebruik maakt van de gegevens van BOESJES & KETELAAR (1955), die gedurende vijf jaar uitgebreide proefnemingen hebben verricht, komt men tot een bedrag, dat twee maal zo hoog is als het zo juist genoemde.

Langs verschillende wegen wordt getracht de schade, die door de aardappelziekte wordt veroorzaakt, te verminderen, bij voorbeeld door het kweken van resistente rassen, door de toepassing van meer efficiënte bestrijdingsmiddelen en bespuitingsmethoden en door het geven van waarschuwingen voor kritieke perioden. Ondanks al deze maatregelen is de schade nog aanzienlijk. In Amerika is echter de laatste jaren aangetoond, dat men ook op een andere wijze Phytophthora kan bestrijden. Men heeft daar geconstateerd, dat de schimmel vaak het eerst voorkomt op opslag van weggeworpen Phytophthora-zieke knollen. Het vernietigen van dit opslag heeft dus betekenis.

In Nederland was weinig bekend over het eerste optreden van de aardappelziekte. De overwintering van de schimmel werd hier evenals elders tot nog toe hoofdzakelijk in het laboratorium bestudeerd. Wil men evenwel te weten komen,

waar Phytophthora elk jaar vandaan komt, dan is het gewenst het onderzoek naar het veld te verleggen. Door het doen van praktijkwaarnemingen is het misschien mogelijk meer inzicht te krijgen in het eerste optreden, wat weer nieuwe gezichtspunten over het gehele overwinteringsvraagstuk kan opleveren. Onder de overwintering wordt verstaan, de wijze waarop de schimmel in de periode, waarin geen aardappelgewas op het land voorkomt, overblijft.

Onder leiding van Prof. Dr. A. J. P. Oort werd als student met dit onderzoek begonnen. Allereerst werd een gebied uitgezocht, waar praktijkwaarnemingen zouden worden verricht. In hoofdstuk I wordt gemotiveerd, waarom De Streek hiervoor is gekozen. In dit hoofdstuk zijn verder de waarnemingen, die aangevuld zijn met kas- en veldproeven, beschreven. Door deze waarnemingen en proeven was het mogelijk de overwintering van Phytophthora nauwkeuriger te beschrijven. Het tweede hoofdstuk handelt over de epidemiologie. Hierin wordt beschreven, hoe de aardappelziekte zich van bepaalde punten uit over het land verspreidt en welke factoren hierop van invloed zijn. Een behandeling hiervan was eerst mogelijk, toen meer bekend was geworden over de overwintering. Dit geldt eveneens voor het laatste hoofdstuk, dat betrekking heeft op de bestrijding. In dit hoofdstuk worden enkele maatregelen genoemd, die aardappeltelers kunnen nemen om het vroege optreden van de aardappelziekte tegen te gaan. Bovendien worden enkele proeven beschreven en mogelijkheden aangegeven, die voor verder onderzoek van betekenis kunnen zijn.

Wanneer in de tekst over zieke knollen of planten wordt gesproken, worden hier steeds knollen of planten onder verstaan, die door Phytophthora infestans zijn aangetast. Eveneens is in dit geschrift Phytophthora infestans dikwijls afgekort met Phytophthora.

Een plant wordt secundair-ziek genoemd, als de parasiet uit de aangetaste knol in één of meer stengels naar boven is gegroeid.

Een plant die op een andere wijze is geïnfecteerd, wordt primair-ziek genoemd.

Een groep zieke planten in een aardappelveld wordt een haard genoemd.

Een haard waarin een zieke plant voorkomt, die ontstaan is uit een aangetaste knol, wordt primair genoemd.

Bij dit onderzoek werd veel steun ontvangen van de Nederlandse Algemene Keuringsdienst en van de Plantenziektenkundige Dienst. Vooral de keuringsdiensten van Noord-Holland en Drenthe hebben veel medewerking verleend. Tijdens het onderzoek in De Streek heeft in het bijzonder de districtscontroleur N. W. Ooteman veel tot het slagen van dit werk bijgedragen. Op deze plaats wil ik hem mijn erkentelijkheid betuigen voor zijn zo gewaardeerde medewerking.

HOOFDSTUK I

DE OVERWINTERING

1. LITERATUUROVERZICHT

Na 1845 heeft men zich veel moeite gegeven om de oorzaak van de aardappelziekte op te sporen. De meningen zijn hierover nogal verdeeld geweest, totdat in 1861 het klassieke werk van A. DE BARY verscheen: „Die gegenwärtig herrschende Kartoffelkrankheit, ihre Ursache und ihre Verhütung". Hij toonde hierin duidelijk aan, dat Phytophthora infestans deze ziekte veroorzaakt.

Toen men de oorzaak van de aardappelziekte kende, ging men zich ook bezighouden met de vraag, hoe Phytophthora van jaar tot jaar overblijft. DE BARY heeft dit probleem ook reeds bestudeerd en kwam tot de conclusie, dat de schimmel als mycelium in zieke knollen overwintert. Na hem hebben vele anderen zich met dit onderwerp beziggehouden. Sommigen hebben de opvatting van DE BARY kunnen bevestigen, terwijl anderen daar niet in geslaagd zijn. Wanneer men de literatuur bestudeert, blijkt, dat men speciaal aan drie mogelijkheden heeft gedacht, nl. overwintering:

a. als saprophyt in de grond
b. in de vorm van oösporen
c. als mycelium in zieke knollen.

Naast deze drie mogelijkheden zijn nog enkele andere te noemen. Zo was MASSEE (1910) de mening toegedaan, dat in bijna iedere knol en in de hieruit groeiende planten de schimmel latent aanwezig zou zijn. ERIKSSON (1916 en 1921) ging nog iets verder en stelde de zgn. mycoplasma-theorie op. De schimmel zou volgens deze theorie onzichtbaar in het protoplasma van de cellen van de plant aanwezig zijn. Naderhand zijn nooit onderzoekingen verricht, die steun gaven aan deze veronderstellingen.

Ook heeft men wel gemeend, dat Phytophthora 's winters op een andere waardplant voor zou komen. DE BARY (1861 en 1876) heeft reeds aan deze mogelijkheid gedacht. Zijn onderzoek hierover heeft evenwel aangetoond, dat deze wijze van overwinteren niet belangrijk kan zijn. HASKELL (1921) vermeldt, dat *Atropa belladonna* aangetast kan worden door Phytophthora infestans. MOORE (1946) trof in het veld een plant van *Solanum dulcamara* aan, die in oktober aangetast was door Phytophthora. PETERSON (1947) deelt mee, dat van de elf wilde overjarige Solanaceeën, die hij inoculeerde, de schimmel alleen op *Solanum dulcamara* sporuleerde. In het veld heeft hij deze plant nooit ziek aangetroffen. Hoewel Phytophthora op tomaten voor kan komen, acht OORT (1954) het niet waarschijnlijk, dat in het voorjaar infectie uitgaat van vroege tomaten, die in warenhuizen gekweekt worden, aangezien hierop nooit Phytophthora is geconstateerd. Uit de literatuur krijgt men niet de indruk, dat de schimmel op een andere waardplant kan overblijven.

Van sporangiën van Phytophthora is bekend, dat zij door de wind kunnen worden meegevoerd. In droge lucht verliezen ze echter spoedig hun kiemkracht.

Volgens OORT (1954) is het onwaarschijnlijk, dat in Nederland de eerste infecties door aangewaaide sporangiën ontstaan.

Achtereenvolgens zullen nu de drie eerstgenoemde mogelijkheden in 't kort besproken worden.

a. BREFELD (1883) was de eerste, die veronderstelde, dat Phytophthora infestans als saprophyt in de grond zou kunnen overwinteren. MELHUS (1915) en ERIKSSON (1916) meenden, dat KÜHN (1870) deze veronderstelling reeds uitgesproken had, hetgeen terecht door DE BRUYN (1922) bestreden werd. Laatstgenoemde is zelf ook tot de conclusie gekomen, dat de schimmel saprophytisch kan leven en bestrijdt MELHUS (1915), JONES, GIDDINGS & LUTMAN (1912), die constateerden, dat deze hoogstens op een afstand van ± 1 cm van een zieke knol in de grond is te vinden. DE BRUYN (1926) heeft aangetoond, dat in gesteriliseerde baggeraarde de schimmel bijna vier jaar in leven kan blijven. In gesteriliseerde kleigrond blijkt zij beter te kunnen groeien dan in gesteriliseerde zandgrond. Het aanwezig zijn van organische stof is van essentiëel belang. Bovendien heeft DE BRUYN aangetoond, dat de schimmel een temperatuur van –25 °C kan verdragen. Uit haar proeven heeft zij de conclusie getrokken, dat Phytophthora infestans saprophytisch in de grond kan leven en op deze wijze in de grond kan overblijven. Ook SNIESZKO e.a. (1947) gelukte het de schimmel in gesteriliseerde grond gedurende geruime tijd (146 dagen) in leven te houden.

Andere onderzoekers, zoals MURPHY (1922), hebben ook deze wijze van overwintering onderzocht, maar zijn daarbij uitgegaan van normale, niet gesteriliseerde grond. Het bleek hun echter, dat Phytophthora dan slechts enkele weken in leven kan blijven. Om de infectiekansen te vergroten pootte STEWART (1913) in januari aardappelen in kisten, die in de herfst met grond, zieke knollen en stengels waren gevuld. Ondanks gunstige omstandigheden ontstonden uit de gepote knollen gezonde planten. SCHILBERSZKY (1928) stampte in de herfst grond en zieke delen van aardappelplanten in een kist, die buiten onder een afdak werd geplaatst. In het voorjaar kon hij hieruit Phytophthora isoleren. Men vraagt zich echter af of zulke omstandigheden zich in het veld voordoen.

Wanneer de schimmel als saprophyt zou overwinteren, zou men moeten kunnen aantonen, dat aardappelen, die op een veld staan, waar het voorafgaande jaar de ziekte optrad, eerder ziek worden dan aardappelen geteeld op grond, waarop nooit aardappelen verbouwd zijn. Dit is echter niemand gelukt. Volgens LÖHNIS (1922) is het juist de ervaring van Friese boeren, dat men dikwijls het eerst de ziekte aantreft op gescheurd grasland. Waarschijnlijk speelt de sterke loofontwikkeling hierbij een rol.

b. DE BARY (1861) toonde aan, dat sporangiën in grond maar een kort leven zijn beschoren. MURPHY (1922) vond, dat grond die met sporangiën geïnoculeerd was, 34–44 dagen infectieus bleef.

Het zou echter mogelijk kunnen zijn, dat Phytophthora infestans in de vorm van oösporen kan overwinteren. Aangezien oösporen bij Phytophthora-soorten vrij algemeen voorkomen, heeft men zeer intensief gezocht naar de oösporen van Phytophthora infestans. SMITH (1876) was de eerste, die meende ze gevonden te hebben, maar dit werd door DE BARY (1876) zeer beslist bestreden. Hij was van mening, dat SMITH oösporen van Pythium-soorten heeft aangezien voor oösporen van Phytophthora infestans.

SMORAWSKI (1890) beweerde oögoniën gezien te hebben op zieke knollen en MURPHY (1927) vond op zieke knollen enkele oösporen. Hij heeft een nauw-

keurige beschrijving van deze oösporen gegeven. Wanneer ze gescheiden werden van de zieke knol, gingen ze echter dood.

Verschillende onderzoekers zoals CLINTON (1911), JONES e.a. (1912), PETHYBRIDGE & MURPHY (1913), ROSENBAUM (1917), LÖHNIS (1922) en DE BRUYN (1926), vonden op voedingsbodems waarop Phytophthora infestans gekweekt werd, oösporen.

Het is duidelijk, dat de schimmel onder bepaalde omstandigheden wel oösporen kan vormen. In de natuur blijkt zij deze eigenschap zo goed als verloren te hebben. Hoewel oösporen dus wel een enkele maal zijn aangetroffen, volgt uit de literatuur niet, dat ze bij de overwintering van Phytophthora infestans een rol spelen. Zelfs MURPHY (1927), die ze op zieke knollen vond, neemt dit standpunt in. BRAUN (1953) heeft evenwel onlangs opnieuw de vraag gesteld, of de oösporenvorming niet algemener is, dan men tot nog toe heeft aangenomen.

c. DE BARY (1861) was één der eersten, die de mogelijkheid opperde, dat Phytophthora in zieke knollen zou overwinteren. Het lukte hem uit een aangetaste knol een zieke plant te krijgen. Na hem zijn er verscheidene onderzoekers geweest, die zieke knollen hebben gepoot om na te gaan, of dit verschijnsel algemeen voorkomt. Om de lezer niet te vermoeien met de beschrijvingen van al deze pogingen, wordt volstaan met een overzicht in de vorm van een tabel. Van ieder onderzoeker werd nagegaan, hoeveel zieke knollen hij in totaal heeft uitgepoot en het resultaat daarvan. Deze tabel, die proeven, genomen onder verschillende omstandigheden (o.a. kas- en veldproeven), samenvat, is alleen bedoeld om een indruk te geven van het resultaat, dat men met het poten van zieke knollen heeft gehad.

TABEL 1. Samenvatting van de gegevens van verschillende onderzoekers betreffende het percentage zieke planten afkomstig van aangetaste knollen

Table 1. Survey of the data obtained by several workers concerning the percentage of diseased plants derived from affected tubers

Onderzoeker *Worker*		Aantal gepote zieke knollen *Number of diseased tubers planted*	Aantal zieke planten *Number of diseased plants*	Percentage zieke planten *Percentage of diseased plants*
De Bary	1876	50	1	2
Brettschneider	1876	12	0	0
Peters	1876	44	0	0
Jensen	1887	100	7	7
Pethybridge	1911	144	0	0
Jones e.a.	1912	20	0	0
Melhus	1913 en 1915	1200	9	0 8
Löhnis	1922	255	0	0
Zimmermann	1924	14	0	0
Salmon & Ware	1926	100	2	2
Murphy & Mc Kay	1927	16	2	13
Bonde & Schultz	1943	1410	4	0,3
Peterson	1947	90	9	10
Hänni	1949	958	1	0,1
Keay	1953 en 1954	64	12	19
Hirst	1955	246	2	0,8

Het werk van BRETTSCHNEIDER en PETERS is door PRINGSHEIM (1876) beschreven. MASSEE (1906) nam ook waar, dat zieke knollen zieke planten gaven. Terecht bestrijdt PETHYBRIDGE (1912) zijn proefnemingen. Ook SCHILBERSZKY (1928) en LIMASSET (1939) maken melding van zieke planten, terwijl SCHLUMBERGER (1927) uit zieke knollen uitsluitend gezonde planten kreeg. De mededeling van PETERSON (1947), dat PETHYBRIDGE (1911) uit zieke knollen zieke planten verkregen zou hebben, is onjuist.

Deze tabel laat zien, dat het sommige onderzoekers gelukt is uit zieke knollen zieke planten te krijgen, terwijl anderen daar niet in geslaagd zijn. Het percentage zieke planten blijkt sterk te variëren. Verreweg de meeste zieke knollen brengen òf een gezonde plant voort òf komen niet boven.

Het is dan ook goed te begrijpen, dat vele onderzoekers en vooral diegenen, aan wie het niet gelukt is uit aangetaste knollen zieke planten te krijgen, zijn gaan twijfelen aan deze wijze van overwinteren. De meeste onderzoekers zijn het er over eens, dat het moeilijk te verklaren is, hoe de aardappelziekte 's zomers zo plotseling algemeen kan optreden, wanneer het percentage zieke planten zo laag is.

Zieke knollen komen niet alleen voor in pootaardappelen, maar worden ook gevonden op afvalhopen e.d. BIFFEN (1926) wijst op het gevaar van aangetaste knollen, die bij het opruimen van aardappelkuilen op het land blijven liggen. BONDE & SCHULTZ (1943) onderzochten in Maine gedurende de periode van 1935–1940 in totaal 417 afvalhopen, waarop aardappelopslag voorkwam. Hiervan bleken 237 al vroeg geïnfecteerd te zijn met Phytophthora. Van 52 afvalhopen kon worden aangetoond, dat hiervan infectie was uitgegaan op de omringende aardappelvelden. Daarom wijzen BONDE & SCHULTZ terecht op het grote gevaar van afvalhopen. Ook LARSON (1944) en HÄNNI (1949) vonden sterk geïnfecteerde afvalhopen, terwijl uit waarnemingen van BROOKS (1919) blijkt, dat van op het veld geworpen zieke knollen infectie kan uitgaan.

Door het werk van MELHUS (1915), MURPHY & MC KAY (1927), BONDE & SCHULTZ (1943) en PETERSON (1947) is in Amerika de mening vrij algemeen verbreid, dat door Phytophthora geïnfecteerde knollen een gevaar opleveren voor het aardappelgewas. In Nederland is hier weinig onderzoek over gedaan. LÖHNIS (1922) pootte zieke knollen, maar kreeg geen zieke planten, terwijl DE BRUYN (1926) veel werk verricht heeft over de saprophytische levenswijze van Phytophthora infestans. De opvattingen van DE BRUYN hebben hier algemeen ingang gevonden.

Aangezien HÄNNI (1949) onlangs een zeer uitvoerig overzicht heeft samengesteld, is volstaan met een beknopt literatuuroverzicht. In dit geschrift zullen slechts enkele onderdelen van de literatuur uitvoeriger besproken worden.

2. METHODE VAN ONDERZOEK

Van de onderzoekers die in de vorige paragraaf genoemd zijn, hebben de meesten volstaan met het nemen van laboratoriumproeven. Hoewel deze werkwijze het voordeel heeft, dat men het object van studie goed onder controle heeft, verdient het in sommige gevallen de voorkeur eerst veldwaarnemingen te doen en daarna door laboratoriumproeven de verkregen resultaten te verifiëren.

Niet alle onderzoekers namen genoegen met laboratoriumproeven. Zo maken MELHUS (1915), BEAUMONT (1934), GODFREY (1941) WAGER (1943) en PETERSON

(1947) melding van meer of minder duidelijke haarden, vanwaar de aardappelziekte zich verspreidde. BIFFEN (1926) heeft in het veld waargenomen, dat de ziekte vaak begint op plaatsen, waar aardappelkuilen gelegen hebben. Ook BONDE & SCHULTZ (1943), LARSON (1944) en HÄNNI (1949) deden waarnemingen op afvalhopen, zoals reeds in de vorige paragraaf vermeld is.

BROOKS (1919) heeft het onderzoek geheel naar het veld verplaatst. Met een aantal studenten heeft hij op het eiland Wight enige aardappelvelden gedurende enkele weken zeer nauwkeurig op het voorkomen van de aardappelziekte onderzocht. Een aardappelveld waarop tijdens de winter zieke knollen waren geworpen, werd eerder ziek dan de omringende velden. Hoewel hij geen zieke spruiten kon vinden, die afkomstig waren van zieke knollen, is het wel duidelijk, dat deze knollen iets te maken hebben gehad met het vroege optreden van de ziekte op dat veld.

Uit de enquêtes die de Plantenziektenkundige Dienst in samenwerking met het Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut reeds jarenlang houdt, blijkt, dat de aardappelziekte bijna elk jaar het eerst in één der provincies aan de zeekust geconstateerd wordt, en wel in vele gevallen het eerst in de kop van Noord-Holland. In dit gebied worden in Broek-op-Langedijk en in De Streek zeer vroege aardappelen verbouwd. Aangezien het voor Phytophthora zeer gevoelige ras Eersteling in beide gebieden overheersend geteeld wordt, is het ook niet te verwonderen, dat daar de aardappelziekte veelal het eerst optreedt.

Het gebied in Noord-Holland leek bij uitstek geschikt voor het doen van waarnemingen, omdat als gevolg van het vroege optreden van Phytopthora een beinvloeding door omringende gebieden (b.v. door het aanwaaien van sporangiën) vrijwel uitgesloten is. Zowel Broek-op-Langedijk als De Streek lenen zich goed voor dit onderzoek. Aan De Streek werd o.a. de voorkeur gegeven, omdat de Heer OOTEMAN, die dit gebied zeer goed kent, bereid werd gevonden zijn medewerking te verlenen.

In het centrale deel van De Streek worden op ongeveer 80 % van het areaal aardappelen verbouwd. De betrekkelijk kleine percelen zijn meestal door brede sloten omgeven (fig. 1). Hierdoor is de kans op nachtvorst gering, zodat het gebied zich bij uitstek leent voor de vroege aardappelteelt. Overal in dit gebied komen afvalhopen voor, zodat men kan nagaan, of deze een rol spelen bij de overwintering van Phytophthora, zoals BONDE & SCHULTZ (1943) in Maine gevonden hebben.

Het doel van dit onderzoek was, na te gaan waar Phytophthora in het voorjaar het eerst voorkomt. Daarom werden waarnemingen verricht op afvalhopen

FIG. 1 Luchtfoto van enkele percelen in De Streek Schaal 1 : 5000
Aerial view of some fields in De Streek Scale 1 : 5000

en op aardappelpercelen. In 1952 werd dit alleen in De Streek gedaan, in 1953 vooral in De Streek, maar daarnaast ook in de provincies Friesland en Drenthe, terwijl in 1954 enkele waarnemingen over geheel Nederland werden verricht. Dit onderzoek werd aangevuld met veld- en laboratoriumproeven.

3. VELDWAARNEMINGEN

A. Waarnemingen op afvalhopen

Eind april 1952 werd een begin gemaakt met het doen van waarnemingen op afvalhopen. Hier kwam op verschillende plaatsen opslag van aardappelen voor. In sommige gevallen stonden deze opslagplanten zo dicht op elkaar, dat ze eind april al een gesloten bladerdek hadden gevormd. Niet alle aardappelen die op afvalhopen worden geworpen, zijn echter door Phytopthora aangetast. De knollen van snelgroeiende planten zijn juist vaak gezond. In totaal werden achttien afvalhopen bij dit onderzoek betrokken.

Op 13 mei werd op een afvalhoop de eerste aantasting gevonden. Tussen elf zieke stengels lag een zieke knol met één gezonde stengel van ± 15 cm lengte en twee korte bruine spruiten. Op de doorgesneden moederknol ontwikkelden zich in een vochtige doos sporangiën van Phytophthora infestans, maar niet op de bruine spruiten. Deze waren klaarblijkelijk reeds zover vergaan, dat de parasiet niet meer in staat was te fructificeren.

Een dag later werden op een andere afvalhoop negen zieke stengels waargenomen. Daartussen lagen enige knollen, die geheel doorgerot waren. Op 15 mei bleek op een derde afvalhoop ook een zieke stengel voor te komen. Zowel zieke als gezonde knollen lagen er omheen.

Een afgelegen afvalhoop werd op 28 mei voor het eerst bezocht. In een grote bos opslag kwamen veel zieke stengels voor. Van vier zieke planten waren de moederknollen sterk aangetast. Eén plant had drie stengeltjes, die vanaf de knol tot aan de top bruin verkleurd waren. Op één stengeltje sporuleerde de schimmel op het bovengrondse deel.

Eind mei waren vier van de achttien afvalhopen geïnfecteerd met Phytophthora.

In 1953 werden de waarnemingen op afvalhopen voortgezet. Op de afvalhopen kwam ongeveer dezelfde hoeveelheid opslag voor als in 1952. Ook de ontwikkeling van het gewas was zowel op afvalhopen als op aardappelvelden goed te vergelijken met de ontwikkeling van het gewas in 1952.

Reeds op 28 april werden op een afvalhoop drie zieke stengels gevonden. Op één van deze stengels sporuleerde de schimmel bijzonder sterk. Het ondergrondse deel hiervan zag er bruin en gerimpeld uit en was verbonden met een doorgerotte knol.

Op een andere afvalhoop werden op 7 mei verschillende zieke planten aangetroffen, waarvan bij drie planten de moederknol ziek was. Hieronder volgt de beschrijving van één van deze planten:

De Phytophthora-zieke moederknol lag half boven de grond. Van de stengels waren vier gezond en één ziek. De zieke stengel was ± 7 cm lang en vanaf de knol tot aan de top bruin: het onderste blaadje was ziek. Alle vijf stengels kwamen uit een oog, dat gelegen was in het zieke weefsel. De knol was voor één derde deel door de schimmel aangetast.

In mei werden op drie van de onderzochte afvalhopen zieke planten gevonden. Aangezien in dat jaar meer aandacht aan aardappelen op het veld geschonken werd, waren waarschijnlijk nog meer afvalhopen zo vroeg geïnfecteerd.

In Friesland werden in juni 1953 nog twee gevallen geconstateerd, waarbij opslag van zieke weggeworpen knollen hevig aangetast was. In het ene geval had een landbouwer zieke knollen in een droge sloot naast een aardappelveld geworpen en in het andere geval kwam het opslag voor op een erf van een aardappelhandelaar.

Uit de waarnemingen op afvalhopen blijkt, dat deze reeds vroeg in het seizoen door de aardappelziekte geïnfecteerd kunnen zijn. Op alle afvalhopen waar opslag voorkwam, werden ook aangetaste knollen aangetroffen, zodat er zeer waarschijnlijk een verband bestaat tussen de loofaantasting en deze zieke knollen. Hoe de loofinfectie tot stand kan komen, zal in paragraaf 5 besproken worden.

B. Waarnemingen op aardappelvelden

De Streek

Begin mei werd in 1952 ook begonnen met het zoeken naar zieke planten op aardappelvelden. Hierbij werd hulp verleend door verschillende keurmeesters van de N.A.K. en ambtenaren van de P.D. Bovendien was door middel van krantenberichten aan de tuinders gevraagd door te geven, wanneer ze zieke planten in hun velden aantroffen. Het kwam echter wel voor, dat een haard pas laat opgemerkt werd, omdat slechts weinig tuinders aan dit verzoek voldaan hebben.

Alle aardappelpercelen die in dit gedeelte genoemd worden, waren beplant met het ras Eersteling, tenzij anders vermeld wordt.

Op 17 mei werd op een aardappelveld een zieke plant gevonden, waarvan een blad en een deel van één der stengels waren aangetast. Het zieke stengeldeel bevond zich minstens 5 cm boven de grond. Ook uit het feit dat de moederknol gezond was, volgde, dat de plant van buitenaf geïnfecteerd was. Naast deze plant stak een bruin verdord stengeltje ongeveer 2 cm boven de grond uit. Dit stengeltje zat aan een zieke knol en was tot aan de knol bruin en gerimpeld. Deze plant heeft zeer waarschijnlijk de plant ernaast besmet.

Uit de ligging van de zieke knol was op te maken, dat hij niet gepoot was. De tuinder deelde mee, dat in het pootgoed nogal veel zieke knollen voorkwamen, die bij het poten vaak weggeworpen worden. Dit wordt in De Streek veel meer gedaan. Hoogstwaarschijnlijk was deze zieke knol op deze wijze op het land gekomen.

In dit gewas kwamen op 40 m afstand van de hiergenoemde planten nog twee kleine haarden voor, waar in het centrum reeds planten waren verwijderd.

Op 20 mei kwamen in een ander veld twee zieke planten voor, die naast elkaar stonden. De ene plant was in groei achtergebleven; één van de twee hoofdstengels was boven in de stengel aangetast. Juist boven de grond waren nog twee bruinverkleurde en verdorde stengeltjes zichtbaar. Na uitgraven bleken de twee verdorde stengeltjes tot aan de zieke moederknol bruin verkleurd te zijn. Het ondergrondse deel van de beide hoofdstengels was gezond (fig. 2, één hoofdstengel is vóór het fotograferen verwijderd). De moederknol van de andere plant, die gezond was, had normale stengels gevormd, die alleen in de top ziek waren (fig. 3). Deze plant was duidelijk van buitenaf besmet, terwijl de eerstgenoemde plant zeer waarschijnlijk door de zieke poter geïnfecteerd was.

Op hetzelfde veld kwam op ± 30 m afstand van de hierboven beschreven planten een plant voor, waarvan men de habitus kon vergelijken met die van een plant, die aangetast is door *Rhizoctonia solani*. Hoewel geen symptomen zichtbaar waren van de aardappelziekte, werd hij toch opgegraven. De plant had een zieke moederknol; deze werd in een vochtige doos gelegd. Zowel op de doorgesneden knol als op de stengel ontwikkelden zich sporangiën van Phytophthora. Het is zeer waarschijnlijk, dat de schimmel bij gunstige weersgesteldheid ook in het veld op deze plant zou zijn gaan sporuleren.

In Heerhugowaard had op 19 mei een tuinder uit twee percelen zieke planten verwijderd. In beide percelen kwamen op 4 juni enkele haarden voor. De afstand tussen de velden was ± 1 km. Het ene perceel had een hoge grondwaterstand en was gescheurd grasland, terwijl het andere veld een lage grondwaterstand bezat. Het enige dat deze percelen gemeen hadden, waren de poters, die van eenzelfde partij afkomstig waren. Volgens de tuinder waren hierin zieke knollen voorgekomen.

Een perceel waar in voorgaande jaren de aardappelziekte steeds zeer vroeg was opgetreden, werd tweemaal per week nauwkeurig nagekeken. Hierop werden echter geen zieke planten gevonden, voordat de ziekte algemeen voorkwam. Achteraf bleek, dat de tuinder voor dit veld nieuw pootgoed had gekocht, terwijl hij in vorige jaren zijn eigen pootgoed teelde, waarin steeds zieke poters zaten. De meeste tuinders geven hun aardappelen op voor de keuring. Afhankelijk van de prijs worden ze als consumptieaardappelen of als pootaardappelen gerooid. Ze hebben de gewoonte pootaardappelen te gebruiken, die op eigen bedrijf geteeld zijn.

In 1953 werd op 28 mei in een aardappelveld de eerste haard waargenomen. In de periode van 26 mei tot 18 juni werden in De Streek of naaste omgeving totaal 27 haarden gevonden, die verspreid waren over 16 verschillende percelen. Hiervan waren 15 percelen beplant met aardappelen van het ras Eersteling en één perceel met het ras Opperdoese Ronde. In 17 van de 27 haarden kon een plant met zieke moederknol en kleine bruine stengels gevonden worden.

Wanneer een tuinder al vroeg in het seizoen in zijn gewas zieke planten aantreft, worden deze meestal verwijderd. Een plant die door de aangetaste poter is geïnfecteerd, is uiteraard het eerst ziek en daardoor het sterkst aangetast. Daarom is de kans groot, dat de tuinder juist deze planten verwijdert.

Omdat de meeste aardappelen in De Streek opgegeven worden voor de keuring, begint men reeds vroeg in het seizoen te selecteren en wordt iedere plant, die afwijkt van het normale type, verwijderd. Een plant waarvan de moederknol ziek is, blijft vaak achter in groei en krijgt een min of meer steile stand. Hierboven is een dergelijke plant beschreven. Tussen de planten die door selecteurs verwijderd waren, werden enkele van deze planten aangetroffen. In de haarden waar geen planten met een zieke moederknol konden worden gevonden, kwam altijd een open plaats voor; aan de wortelresten was te zien, dat er een plant gestaan had, die bij het selecteren verwijderd was. Als men in een haard geen zieke planten uit aangetaste poters aantreft, mag men dus hier niet uit concluderen, dat de haard op een andere wijze dan door deze zieke planten is ontstaan.

De gebruikers van alle percelen, waarin haarden werden aangetroffen, deelden bij navraag mede, dat in het pootgoed zieke knollen voorkwamen.

Nog op een andere wijze kan in een aardappelveld de eerste infectie tot stand komen. Zo was op 18 juni een veld sterk aangetast door Phytophthora. In het

vroege voorjaar had de tuinder op dat veld zieke knollen geworpen, die bij het sorteren uit een partij waren verwijderd. Op één plaats lag nog een zieke knol met kleine bruine spruiten.

In 1954 en 1955 werden opnieuw enkele haarden gevonden, maar er waren door de tuinders reeds planten verwijderd, zodat hieruit geen conclusie getrokken kon worden.

Elders in Nederland

In 1953 werden in juni ook op andere plaatsen dan in De Streek haarden geconstateerd. Zo kwamen in de Wieringermeer in twee percelen met het ras Bintje enige haarden voor. Voor het ene veld had de landbouwer de aardappelen, die in de herfst bij het sorteren uit een partij waren verwijderd, als pootgoed gebruikt. Naast groene en stukgesneden aardappelen kwamen volgens hem ook wel enige zieke knollen voor. Het resultaat was, dat half juni reeds twee grote haarden zichtbaar waren in het goed ontwikkelde gewas. Over het andere veld deelde de landbouwer mede, dat in het pootgoed zieke knollen aanwezig waren geweest.

In Friesland en Drenthe werden in de tweede helft van juni ook verschillende haarden waargenomen. Deze haarden waren al in een te vergevorderd stadium om nog te kunnen zeggen, hoe ze waren ontstaan.

In Brabant kwam te Aarle-Rixtel op 30 juni 1954 een grote haard in het ras Wilpo voor. Volgens de eigenaar waren op 14 juni reeds enkele planten ziek. Midden in de haard werd een zieke moederknol aangetroffen, waaraan een bruin doorgerot stengeltje zat. De landbouwer deelde mede, dat het pootgoed zieke knollen bevatte. Het land waarop deze aardappelen verbouwd waren, was voordien jarenlang grasland geweest.

In Drenthe kwam in hetzelfde jaar op 16 juli in het ras Bintje een zeer grote haard voor. In het centrale deel waren de planten reeds geheel afgestorven. Volgens mededeling van een keurmeester van de N.A.K. was het pootgoed afkomstig van een partij, die bij de partijkeuring enige malen was afgekeurd wegens het voorkomen van zieke knollen.

Uit de waarnemingen op aardappelvelden blijkt, dat in De Streek reeds vroeg in het seizoen (eind mei) haarden voorkomen, die uit verscheidene zieke planten kunnen bestaan. In de meeste haarden kon een plant gevonden worden, die aan de volgende beschrijving beantwoordde: Plant iets achter gebleven in groei en doorgaans sterker aangetast dan de andere planten. Naast één of meer grotere stengels een of twee kleine stengels, die tot aan de Phytophthora-zieke moederknol bruin en vaak gerimpeld zijn.

Aangenomen moet worden, dat de haarden uit deze planten zijn ontstaan en dat deze planten door hun zieke moederknollen zijn geïnfecteerd. Aangezien bovendien alleen haarden zijn gevonden in percelen, waar in het gebruikte pootgoed zieke knollen voorkwamen, ligt het wel zeer voor de hand een verband aan te nemen tussen het eerste optreden van de aardappelziekte en zieke poters.
Enkele gevallen tonen zeer duidelijk aan, dat de aard van het pootgoed bepalend kan zijn voor het al of niet optreden van Phytophthora. De ligging van het perceel t.o.v. de grondwaterstand of de voorvrucht blijkt niet belangrijk te zijn.

Uit de weinige waarnemingen die elders werden gedaan, blijkt, dat ook daar Phytophthora in het begin van het seizoen in haarden optreedt. Voorzover kon

worden nagegaan, werden slechts haarden aangetroffen in percelen, waar in het gebruikte pootgoed zieke poters zaten.

Behalve in het ras Eersteling werden in het begin van het seizoen ook haarden gevonden in andere vatbare tot zeer vatbare rassen, nl. Bintje, Eigenheimer, Saskia en Opperdoese Ronde, en één haard in het matig vatbare ras Wilpo. In andere weinig vatbare rassen werden geen haarden waargenomen.

4. VELDPROEVEN

In de vorige paragraaf is gebleken, dat het eerste optreden van de aardappelziekte op afvalhopen en aardappelvelden verband houdt met zieke knollen. Om dit nader aan te tonen werden zowel langs natuurlijke weg geïnfecteerde als kunstmatig geïnfecteerde knollen in het veld gepoot.

In De Streek werden in de herfst van 1952 bij het sorteren zieke aardappelen van het ras Eersteling verzameld. In een gekoelde bewaarplaats werden ze in bakjes opgeslagen. In het voorjaar hadden maar weinig aardappelen spruiten gevormd, omdat bij de meeste knollen de schimmel het hele weefsel had aangetast. Slechts 217 knollen kwamen min of meer in aanmerking om gepoot te worden. Verscheidene aardappelen waren echter zo ziek, dat betwijfeld werd of ze nog wel uit zouden lopen. De knollen die het meest aangetast waren, vormden object I en de overige werden object II genoemd. Object III bestond uit zieke poters, die door verschillende tuinders bij het poten verwijderd waren.

De objecten I en II werden op 28 maart en object III op 7 april gepoot. Het veldje waarop deze aardappelen verbouwd werden, lag in de bebouwde kom van Grootebroek in De Streek, om de kans op infectie van buitenaf zo gering mogelijk te maken. Vanaf de opkomst werden de planten iedere dag nauwkeurig bekeken. De resultaten van deze proef zijn te vinden in tabel 2.

TABEL 2. Verband tussen langs natuurlijke weg geïnfecteerde knollen en zieke planten (Eersteling)

Table 2. Relationship between naturally infected tubers and diseased plants (Eersteling = Duke of York) – I and II tubers collected from diseased lots in the autumn of 1952. (I severely attacked, II moderately attacked), III tubers collected in the spring of 1953 during planting

Object *Treatment*	Aantal gepote knollen *Number of tubers planted*	Aantal bovengekomen planten *Number of plants emerged*	Aantal zieke planten *Number of diseased plants*	Perc. zieke planten t.o.v. de bovengekomen planten *Perc.* $\frac{diseased}{emerged}$
I	116	17	1	6
II	101	47	2	4
III	80	49	2	4

Uit deze proef blijkt, dat vijf planten door de aangetaste poter ziek zijn geworden. Hieronder volgt een korte beschrijving van deze zieke planten, die werd gemaakt op de eerste dag, dat ze symptomen vertoonden.

Foto Landwn

FIG. 2 Zieke plant uit aangetaste poter van praktijkpereeel in De Streek op 23 mei 1952 bij het ras Eersteling (secundair-ziek). Twee spruiten zijn bruin van basis tot top.

Diseased plant from a blighted tuber of the variety Duke of York found in a field in De Streek on May 23, 1952 (secondarily diseased) Two shoots are brown from base to apex.

Foto Landwn

FIG. 3 Van buitenaf geïnfecteerde stengel (de z.g. „stengel-ziekte") van praktijkpereeel in De Streek op 23 mei 1952 bij het ras Eersteling (primair-ziek).

Stem infected from outside, found in a field in De Streek on May 23, 1952 (primarily diseased plant of the variety Duke of York).

FIG. 4 Zieke plant (Rode Eersteling) uit aangetaste knol van proefveld in De Streek op 23 mei 1953 (secundair-ziek). Meest rechtse stengel is bruin van basis tot top, sporulatie op de blaadjes.
Diseased plant (Red Duke of York) from affected tuber found in a trial field in De Streek on May 23 1953 (secondarily diseased). The shoot at the far right is brown from base to apex, sporulation on the leaflets.

FIG. 5
Zieke plant (Bintje) uit aangetaste knol van een proefveld te Wageningen op 12 juni 1954 (secundair-ziek); meest rechtse stengeltje is bruin van basis tot top; knol vóór het fotograferen doorgesneden. Uitbreiding van zieke plek, 16 oktober: —, 7 november: xxx, 2 februari: ooo
Diseased plant (Bintje) from affected tuber found in a trial field at Wageningen on June 12, 1954 (secondarily diseased). The shoot at the far right is brown from base to apex. Tuber cut before photograph was taken. Extension of diseased part of the tuber, October 16: —, *November 7:* xxx, *February 2:* ooo

Plant 1: ras Rode Eersteling; ziek 23 mei; 6 goed ontwikkelde gezonde stengels, bovengronds ± 20 cm lang; 1 stengel, 15 cm lang, met ziek blaadje en 1 stengeltje, 8 cm lang, tot aan de moederknol bruin verkleurd, met op de onderste blaadjes sporangiën van Phytophthora. Dit stengeltje was afkomstig uit een oog, dat gelegen was tussen top en naveleinde van de bruinverkleurde moederknol, terwijl de overige stengels aan de top bevestigd waren (fig. 4).

Plant 2: ras Eersteling; ziek 27 mei; 10 goed ontwikkelde gezonde stengels; 1 stengel bovengronds, 8 cm lang, op onderste deel, dat ter lengte van 5 cm bruin verkleurd was, sporangiën van Phytophthora. Op 22 juni waren verscheidene blaadjes van deze plant en van de omringende planten ziek.

Plant 3: ras Eersteling; ziek 27 mei; 2 stengels, waarvan 1, bovengronds 4 cm lang, tot aan de top bruin; het onderste blaadje hiervan ziek; ondergrondse deel van deze stengel, 3 cm lang, tot aan de zieke moederknol bruin.

Plant 4: ras Eersteling; ziek 3 juni; 10 gezonde stengels, bovengronds ± 12 cm lang; 1 stengel, bovengronds 4 cm lang, en de bladstelen bruin; op 6 juni de bases van blaadjes aangetast; 11 juni 7 van de 10 stengels aangetast en enige omringende planten ziek; 13 juni plant opgegraven; het korte stengeltje tot aan de zieke moederknol bruin en bijna doorgerot.

Plant 5: ras Eersteling; ziek 11 juni; 2 forse stengels, juist boven de grond, over een lengte van 1 cm, bruin-zwart; ondergrondse deel van de stengel gezond, terwijl op ondergrondse deel van andere stengel, 10 cm lang, bruine vlekken voorkwamen. In vochtige petrischaal ontwikkelden zich hierop sporangiën van Phytophthora.

De planten 1, 3 en 5 werden op de eerste dag, dat ze duidelijk symptomen van de aardappelziekte hadden, opgegraven. Uit de beschrijving van de planten en figuur 4 blijkt, dat stengeltjes voorkwamen, die vanaf de moederknol tot boven de grond bruin verkleurd waren. De vijf planten stonden zover uit elkaar, dat aangenomen mag worden, dat ze niet binnen elkaars besmettingsgebied vielen. Bovendien werd het controleveldje er naast eerst later ziek. Aangenomen mag dus worden, dat de hier beschreven planten ziek geworden zijn door de aangetaste poters.

In tabel 2 is het percentage zieke planten bepaald t.o.v. de planten, die bovengekomen zijn. Het percentage blijkt dan betrekkelijk laag te zijn. Het is zeker geoorloofd, die planten buiten beschouwing te laten, die niet bovengekomen zijn, omdat men mag aannemen, dat dergelijke aardappelen niet door tuinders gepoot worden.

In Wageningen werden in 1954 op zeer vochthoudende zandgrond 150 zieke knollen van het ras Bintje gepoot. Deze aardappelen waren afkomstig van zieke partijen. Ze waren bewaard in een gekoelde poterbewaarplaats. Tijdens de bewaring was van een aantal knollen de uitbreiding van de zieke plekken met O.I. inkt vastgelegd. Verscheidene knollen waren bij het poten sterk aangetast. Van de 150 gepote knollen kwamen 100 planten boven. Hiervan waren vier planten door de zieke poters geïnfecteerd. Ze vertoonden geen opmerkelijke verschillen met de reeds eerder beschreven planten. Van één van deze planten was aan de

moederknol de omlijning van de zieke plekken nog te zien (fig. 5). Op 16 oktober 1953 bestond de zieke plek uit een brede baan, die dwars over de knol liep. Op 7 november 1953 had deze plek zich aanmerkelijk uitgebreid, maar op 2 februari 1954 was de uitbreiding slechts zeer gering. Bij het poten op 27 april bleek, dat de zieke plek zich aan de buitenkant niet verder had uitgebreid. Het zieke stengeltje dat tot aan de knol bruin was (op de foto het meest rechtse), was aan een oog ontsproten, dat bij het poten nog buiten de zieke plek lag. Tijdens het bovenkomen had de plek zich over de gehele knol uitgebreid.

Deze proef is een bevestiging van de reeds beschreven veldproef. Bovendien blijkt hieruit, dat ook in het ras Bintje zieke planten, ontstaan uit aangetaste knollen, voor kunnen komen.

Om het verschil na te gaan tussen verschillende streken van Nederland werden zieke knollen van het ras Eersteling in Wageningen, Ballo (Drenthe) en Bovenkarspel (De Streek) gepoot. Volgens de methode, door DE BRUYN (1943) beschreven, werden de knollen aan het naveleinde geïnoculeerd met zwermsporen van Phytophthora. Een week na de inoculatie werden ze geplaatst in een poterbewaarplaats. De aardappelen die in Wageningen gepoot zijn, hadden mooie spruiten. Door het transport waren de spruiten van de andere aardappelen nogal beschadigd. Ze werden op een ter plaatse normale pootdatum gepoot. In tabel 3 zijn de gegevens en resultaten vermeld.

TABEL 3. Verband tussen kunstmatig geïnfecteerde knollen en zieke planten (Eersteling)
Table 3. Relationship between artificially infected tubers and diseased plants (Duke of York)

Object *Treatment*	Plaats en datum van uitplanten *Place and date of planting*	Grondsoort *Soil*	Aantal knollen *Number of tubers*	Maand van inoculatie in 1954 *Month of inoculation in 1954*	Deelv.d.knol aangetast op pootdatum *Part of tuber affected on planting date*	Stand van gewas op 10 juni *Crop on 10 june*	Aantal zieke planten *Number of diseased plants*
I . . .	Wageningen	zeer vochtige	178	februari	4/5	vrij open/*fairly open*	8
	24–4–1954	zandgrond[1]	147	maart	2/5	gesloten/*closed*	2
II . . .	Ballo	vrij hooggel.	152	februari	4/5	vrij open/*fairly open*	1
	23–4–1954	esgrond[2]	154	maart	2/5	gesloten /*closed*	1
III . . .	Bovenkarspel	stugge droge	151	februari	3/5	open /*open*	1
	3–4–1954	klei[3]	115	maart	1/5	open /*open*	0

[1] *Very moist sandy soil* [2] *Normal sandy soil* [3] *Stiff and dry clay soil*

De eerste plant was in Bovenkarspel op 2 juni ziek, in Wageningen op 4 juni en in Ballo op 10 juni. De op deze veldjes voorgekomen zieke planten onderscheidden zich niet van de reeds eerder beschreven planten, zodat ze niet besproken zullen worden. Het was onmogelijk de veldjes dagelijks te bezoeken. Daarom is het niet uitgesloten, dat in de veldjes meer zieke planten zijn voorgekomen, die door de aangetaste moederknol geïnfecteerd zijn, dan in tabel 3 opgegeven is. Het aantal zieke planten blijkt volgens de tabel sterk uiteen te lopen. Naast deze veldjes met zieke poters werden telkens gezonde knollen gepoot. De ziekte trad in deze controleveldjes in alle drie gevallen later op.

In Wageningen werden op dezelfde vochthoudende zandgrond nog 50 knollen

van het ras Eersteling gepoot, die in maart waren geïnoculeerd. Op 28 juni waren twee planten ziek. In het veldje ernaast, waar gezonde knollen waren gepoot, kwamen uitsluitend enkele bladinfecties voor.

Proeven, zowel met spontaan als met kunstmatig geïnfecteerde knollen, tonen aan dat hieruit zieke planten kunnen ontstaan. Deze planten zijn bijna altijd gekenmerkt door een kleine stengel, die tot aan de moederknol ziek is. Ze gelijken geheel op de planten, die in de haarden gevonden zijn. Waarnemingen aan deze zieke planten verricht, maken het zeer waarschijnlijk, dat Phytophthora uit de knol in één of meer spruiten naar boven groeit. De aangetaste stengels zijn in het algemeen klein en sterven spoedig af.

Uit de proeven blijkt ook, dat slechts een gering percentage van de zieke gepote knollen een plant geeft met één of meer geïnfecteerde spruiten. Verschillende zieke poters geven geen planten en andere uitsluitend gezonde planten.

5. DE WIJZE WAAROP UIT AANGETASTE KNOLLEN ZIEKE PLANTEN ONTSTAAN

A. Literatuur

Onder de onderzoekers die van mening zijn, dat Phytophthora infestans in zieke knollen overwintert, bestaat volgens de literatuur verschil van opvatting over de wijze, waarop de bovengrondse delen van een plant door de zieke knol worden geïnfecteerd.

De Bary (1876) gaf reeds aan, dat de schimmel op twee manieren de bovengrondse delen kan infecteren.

1. Het mycelium groeit vanuit de zieke knol in een stengel naar boven.
2. De schimmel fructificeert op de knol en de sporangiën worden door insekten en groeiende stengels naar boven gebracht.

Hij geloofde echter niet, dat de tweede mogelijkheid veel voorkomt.

Hecke (1898) wilde van de eerste mogelijkheid niets weten. Volgens hem is Phytophthora zo agressief, dat er geen evenwicht tussen de aardappelplant en de schimmel kan bestaan. Hij vond op gepote, doorgesneden zieke knollen sporangiën van Phytophthora. Bovendien kreeg hij een duidelijke aanwijzing, dat de grond, waarin deze zieke knollen hadden gelegen, in staat was een aardappelblad te infecteren. Ook Clinton (1906) was van mening, dat zieke knollen de grond infectieus kunnen maken en dat de bladeren door de besmette grond geïnfecteerd kunnen worden. Hij vond, dat vooral de onderste bladeren, die met de grond in aanraking kwamen, het eerst ziek werden.

Zimmermann (1924) deelde mee, dat hij geen verspreiding van het mycelium vanuit een zieke knol in de grond kon waarnemen. Murphy & Mc Kay (1927) vonden daarentegen, dat gesteriliseerde grond dichtbij zieke knollen infectieus was. Tot op 2 cm afstand van deze knollen kwam de schimmel nog voor. De schimmel fructificeerde niet alleen op de knollen, maar ook op de ondergrondse stengels, waarin deze was binnengedrongen. Zij laten in het midden of de schimmel op deze wijze boven de grond kan komen.

Uit de publikatie van Naoumova (1940), waarin vermeld wordt, dat aangetaste knollen zieke planten kunnen geven, krijgt men de indruk, dat de infectie volgens de schrijfster voornamelijk via de grond tot stand zou komen.

Josifović & Sutić (1952) legden stengels afkomstig van zieke knollen in

vochtige dozen, maar de schimmel sporuleerde hier niet op. Zij menen dan ook, dat de stengels nooit rechtstreeks door het mycelium van de zieke knol worden geïnfecteerd. Volgens hen sterven sommige stengels af, omdat de plek van de knol waaruit ze te voorschijn komen, afsterft en niet, omdat de schimmel deze stengels is binnengedrongen. Wel constateerden ze, dat de schimmel op zieke knollen sporuleerde. De sporangiën kunnen ook spruiten infecteren, maar volgens hen komen deze geïnfecteerde spruiten niet meer boven. Door insekten en grondbewerking zouden sporangiën, die op de zieke knol zijn gevormd, naar boven gebracht worden en op deze wijze de bovengrondse delen infecteren.

Meer uitvoerig is MELHUS (1915) op dit probleem ingegaan. Hij geeft enkele beschrijvingen van zieke stengels, die tot aan de moederknol bruin waren. Anatomisch onderzoek wees uit, dat het mycelium van Phytophthora in de stengels aanwezig was. Ook toonde het onderzoek aan, dat dicht bij de knol gelegen delen van de stengels eerder waren aangetast door de schimmel dan hoger gelegen delen. Hij is er stellig van overtuigd, dat het mycelium vanuit de zieke moederknol in de spruiten kan groeien. Volgens HOLLRUNG (1932) heeft MELHUS dit echter niet positief bewezen. Om na te gaan of de schimmel ook op zieke knolhelften sporuleerde, legde MELHUS zieke doorgesneden knollen in de grond. Wanneer de grond droog was, sporuleerde de schimmel niet, maar in vochtige grond kwamen op de meeste zieke helften wel sporangiën voor. Hij laat in het midden, of deze sporangiën een functie vervullen bij het infecteren van bovengrondse plantendelen.

B. Eigen onderzoek

In de herfst van 1954 werden een aantal zieke knollen gezocht uit een partij Bintje en tijdens de winter bewaard in een gekoelde bewaarplaats. In april 1955 werden tien knollen in een vochtige doos bij kamertemperatuur gelegd. Na 15 dagen sporuleerde de schimmel in enkele kleine plukjes op drie knollen. Op de andere zeven knollen kwamen geen sporangiën voor. Hieruit volgt, dat op zieke poters, die niet doorgesneden worden, maar weinig sporangiën gevormd worden, zodat er slechts een kleine kans bestaat, dat deze sporangiën de bovengrondse delen bereiken. Op zieke doorgesneden knollen sporuleert de schimmel veel sterker.

Om na te gaan, welke betekenis sporangiën, die op zieke poters gevormd worden, hebben bij het ontstaan van zieke planten, werd de volgende proef uitgevoerd:

Aardappelen van het ras Bintje, die geïnoculeerd waren met Phytophthora, werden op verschillende wijzen behandeld (tabel 4). Eén van deze behandelingen bestond uit een onderdompeling van de knollen gedurende 5 minuten in een organische kwikverbinding, handelsmerk Aretan, omdat uit een voorlopige proef gebleken was, dat hierdoor de sporulatie van de schimmel op de schil onderdrukt werd. Hierna werd het grootste deel van de knollen van ieder object in een kas in gesteriliseerde grond gepoot, terwijl vijf knollen van ieder object in een vochtige doos bij kamertemperatuur werden bewaard, om de hoeveelheid van de op de knol gevormde sporangiën vast te kunnen stellen. Van deze laatstgenoemde knollen werd na 14 dagen het aantal sporangiën bepaald. Zodra bij een plant van de gepote knollen de stengels iets gingen verkleuren, werd een glazen stolp over die plant geplaatst. Sporuleerde de schimmel hierna op de stengel, dan werd de

plant verwijderd. Door dagelijkse controle konden infecties door sporangiën van buitenaf voorkomen worden.

TABEL 4. Verband tussen sporulatie op geïnoculeerde knollen en aantal zieke planten
Table 4. Relationship between sporulation on inoculated tubers and number of diseased plants

Object *Treatment*	Behandeling *Management*	Per object 5 knollen in vochtige doos *Per treatment 5 tubers in moist box* Gemiddeld aantal sporangiën per knol *Mean number of sporangia per tuber*	Per object 50 knollen, gepoot in gesteriliseerde grond in een kas *Per treatment 50 tubers planted in sterilized soil in a glasshouse* Aantal bovengekomen planten *Number of plants emerged*	Aantal zieke planten *Number of diseased plants*	Percentage zieke planten *Percentage of diseased plants*	Perc. zieke planten t.o.v bovengekomen planten *Perc. diseased / emerged*
I . . .	5 min. in water	6 000	44	6	12	14
II[1]) . .	5 min. in Aretan oplossing	enkele *(few)*	42	7	14	17
III[2]) . .	knollen doorgesneden	100 000	23	6	12	26

[1]) *tubers treated with a solution of a mercury compound*
[2]) *tubers cut*

De resultaten, vermeld in tabel 4, wijzen niet op een verband tussen het aantal zieke planten en sporenvormend vermogen van de zieke knollen. Bij object III is het aantal bovengekomen planten laag, omdat de doorgesneden zieke knollen aangetast werden door rottingsbacteriën.

Uit de laatste kolom van tabel 4 blijkt, dat bij zieke knollen, die niet doorgesneden zijn, het aantal sporangiën, dat op de knollen gevormd wordt, niet van invloed is geweest op het percentage zieke planten. Aardappelen die langs natuurlijke weg geïnfecteerd zijn, vormen in het voorjaar in een vochtig milieu veel minder sporangiën op de schil dan knollen, die pas geïnfecteerd zijn. Hieruit volgt, dat in de praktijk bij niet doorgesneden poters deze sporangiën geen infectie veroorzaken.

Tussen de objecten I en III bestaat een niet onaanzienlijk verschil in percentage zieke planten t.o.v. de bovengekomen planten. Hoewel dit verschil wiskundig niet betrouwbaar is, is het niet uitgesloten, dat de vele sporangiën op de doorgesneden knollen van invloed zijn geweest, omdat de stengels van twee planten van object III niet tot aan de moederknol bruin verkleurd waren. Het is niet onmogelijk, dat bij deze planten de sporangiën via de grond de stengels geïnfecteerd hebben. In de praktijk zal ook bij doorgesneden poters deze vorm van infectie weinig voorkomen, omdat bij het doorsnijden de zieke knollen wel verwijderd zullen worden. Bovendien blijft steriele grond, die met sporangiën geïnfecteerd is, langer infectieus dan niet steriele grond.

Het meest opvallende van de planten van deze proef is, dat één of meer stengeltjes tot aan de moederknol bruin verkleurd zijn. Het ligt voor de hand te veronderstellen, dat het mycelium uit deze moederknol in het stengeltje naar boven is gegroeid. Met behulp van handcoupes werd nagegaan of in zieke stengels het mycelium van Phytophthora aanwezig was. De coupes werden gekleurd met katoenblauw in lactophenol en orange G. in kruidnagelolie. Deze kleuring

beviel beter dan die volgens DURAND (1911), LEPIK (1928) en STOUGHTON (1930).

Op afstanden van 2, 7, 13, 22 en 35 mm van de knol werden van een ziek stengeltje lengtecoupes gemaakt. In al deze coupes was het mycelium van Phytophthora aanwezig. Op 40 mm afstand van de knol sporuleerde de schimmel bovengronds op het stengeltje. In tien andere zieke stengels werd het mycelium op twee of meer plaatsen in het ondergrondse stengeldeel anatomisch aangetoond. Deze stengels waren afkomstig van geïnoculeerde en langs natuurlijke weg geïnfecteerde knollen, die op het veld en in een kas gegroeid waren. In al deze stengels bevond het mycelium zich tussen de schorsparenchymcellen en in één geval kwam ook mycelium tussen de mergparenchymcellen voor. In de meeste stengels werd betrekkelijk weinig mycelium aangetroffen. In het bovengrondse weefsel komt de schimmel in het algemeen in veel sterkere mate voor.

Ter aanvulling van het bovenstaande onderzoek, werd een knol van het ras Eersteling op 2 cm afstand van een spruit geïnoculeerd en gepoot. Twee maanden later werd de plant uitgegraven. Het dichtst bij de knol gelegen deel van de stengel was bruin (fig. 6). Op vier plaatsen was in het verkleurde deel het mycelium tussen de schorscellen aanwezig. In het niet verkleurde deel van de stengel kon geen mycelium gevonden worden.

Uit het anatomisch onderzoek, maar vooral uit de proef waarbij de sporulatie op de knol praktisch geheel verhinderd werd, volgt, dat op het veld de eerste infectie in het algemeen tot stand komt door inwendige aantasting van de spruit vanuit de zieke knol. De in een haard aangetroffen plant, waarvan aangenomen werd, dat deze door de zieke moederknol was geïnfecteerd, mag daarom beschouwd worden als secundair-ziek. In het vervolg zullen deze planten ook zo genoemd worden ter onderscheiding van primair-zieke planten.

Op afvalhopen e.d. waar knollen gedeeltelijk boven de grond liggen, zou men kunnen verwachten, dat het loof ook geïnfecteerd kan worden door op de zieke knollen gevormde sporangiën. Op zieke knollen werden in het voorjaar buiten echter nooit sporangiën gevonden.

6. FACTOREN DIE HET ONTSTAAN VAN SECUNDAIR-ZIEKE PLANTEN BEPALEN

In de vorige paragraaf is gebleken, dat Phytophthora vanuit een zieke knol in een stengel naar boven kan groeien. Uit de literatuur en uit eigen waarnemingen volgt, dat niet elke zieke knol een zieke plant geeft. Of een aangetaste knol een zieke plant levert, hangt blijkbaar van de omstandigheden af. In dit gedeelte zal getracht worden de factoren, die hiermede verband houden, nader te analyseren. Allereerst zal de verhouding waardplant – parasiet in de knol tijdens de bewaring nagegaan worden, daarna de betekenis van de afstand van het mycelium tot een oog bij het poten en in het laatste deel van deze paragraaf de verhouding waardplant – parasiet in knol en stengel na het poten.

A. De verhouding waardplant – parasiet in de knol gedurende de bewaring

Aardappelknollen kunnen vóór het rooien, tijdens het rooien en kort daarna door Phytophthora infestans geïnfecteerd worden. Tijdens het bewaren van aardappelen breidt de schimmel zich in geïnfecteerde knollen meer of minder

snel uit. Voor de vorming van een secundair-zieke plant is nodig, dat de knol bij het poten nog levende spruiten bezit.

Uitwendige omstandigheden en raseigenschappen

De snelheid waarmee het mycelium zich in zieke knollen uitbreidt, is afhankelijk van de temperatuur. VOWINCKEL (1926), HÄNNI (1949) en anderen hebben zich hier uitvoerig mee bezig gehouden. Bij 19°–21°C vindt de optimale groei plaats, terwijl bij 3°C en bij 27°C de groei zo goed als stilstaat. Volgens MÜLLER e.a. (1939) is de schimmel dood, wanneer zieke knollen 15 weken bij 0°–2°C bewaard worden. Eigen waarnemingen stemmen hier niet mee overeen. 150 geïnoculeerde knollen van het ras Eersteling werden 8 weken bewaard bij 1°C en daarna 6 weken bij 2°C. Na afloop was in alle knollen het mycelium nog actief.

Om iets te weten te komen over de invloed van de temperatuur op het verloop van de knolaantasting tijdens de bewaring is een oriënterende proef opgezet. Aardappelen van het ras Bintje en Noordeling zijn in de herfst geïnoculeerd met Phytophthora. Om infecties te krijgen, die te vergelijken zouden zijn met natuurlijke infecties, is een zwermsporensuspensie over onbeschadigde knollen verneveld. Na twee weken bij 18°C gestaan te hebben, zijn de zieke knollen uitgezocht en gedeeltelijk bij 10°C en bij 3,5°C weggezet. Tien weken later zijn de knollen doorgesneden en in vochtige bakken gelegd, om te kunnen zien of het mycelium nog actief was (tabel 5).

TABEL 5. Aantasting van Bintje- en Noordeling-knollen; na inoculatie twee weken bewaard bij 18°C, daarna tien weken resp. bij 3.5°C en bij 10°C.

Table 5. Attack of Bintje and Noordeling tubers after inoculation kept at 18°C for two weeks and afterwards ten weeks at 3.5°C resp. at 10°C.

Object *Treatment*	Ras *Variety*	Bewaringstemperatuur *Storage temperature*	Infectiekans *Chance of infection*		Percentage knollen met dood mycelium *Percentage of tubers with dead mycelium*		Percentage knollen met actief mycelium *Percentage of tubers with active mycelium*	
			Aantal geïnoc. knollen *Number of tubers inoculated*	Aantal geïnfect. knollen *Number of tubers infected*	Totaal aangetaste knollen *Completely affected tubers*	Gedeeltelijk aangetaste knollen *Partly affected tubers*	T.o.v. geïnfect. knollen *With resp. to tubers infected*	T.o.v. geïnoc. knollen *With resp. to tubers inoculated*
1	Bintje . . .	3.5°C	100	48	0	15	85	41
2	Bintje . . .	10°C	100	40	78	5	17	7
3	Noordeling .	10°C	100	15	0	73	27	4

Volgens tabel 5 was het percentage knollen met actief mycelium van de beide laatste objecten kleiner dan van het eerste object. Bij object 2 werd dit lage percentage vooral veroorzaakt door afsterving van het mycelium tengevolge van een aantasting van de gehele knol, terwijl bij object 3 de geringere vatbaarheid van de knollen deze afsterving bevorderde.

Hoewel de proef te klein is, om er algemene conclusies uit te trekken, mag wel aangenomen worden, dat voor vatbare rassen een bewaring bij 10°C voor Phytophthora minder gunstig is dan een bewaring bij 3,5°C. In het eerste geval groeit de schimmel te snel door de gehele knol. In weinig vatbare knollen kan het

mycelium zelfs bij 10 °C moeilijk in leven blijven, bij een lagere temperatuur zal de schimmel waarschijnlijk nog sneller afsterven.

Hecke (1898), Vowinckel (1926) en Hänni (1949) zijn van mening, dat de relatieve luchtvochtigheid van de omgeving geen invloed heeft op de snelheid, waarmee het mycelium zich in zieke knollen uitbreidt. Eigen proeven staafden deze opvatting. Het vochtgehalte van de knol is waarschijnlijk zo groot, dat de relatieve luchtvochtigheid voor de groei van het mycelium van ondergeschikt belang is.

Individuele verschillen

De uitbreidingssnelheid van Phytophthora kan zowel in spontaan als in kunstmatig geïnfecteerde knollen, die van één partij afkomstig zijn en bij dezelfde temperatuur bewaard worden, zeer verschillend zijn. Figuur 7 laat dit duidelijk zien bij twee Bintje-knollen, die aan het naveleinde met een zwermsporensuspensie zijn geïnoculeerd en bewaard zijn in een poterbewaarplaats. De oorzaak van dit verschijnsel kan men bij de schimmel, bij de knol of bij beide zoeken.

Om hierover nadere gegevens te krijgen, werden knollen met zwermsporensuspensie van verschillende concentraties geïnoculeerd. Er was echter geen verschil in aantasting te constateren. Ook de aard der verwondingen bleek niet van invloed te zijn; wel werd de indruk verkregen, dat in dit opzicht verschil bestaat tussen verse en oude zwermsporen. Deze proef is daarom op iets grotere schaal herhaald.

Volgens methode de Bruyn (1943) zijn 100 knollen van het ras Bintje geïnoculeerd met een verse zwermsporensuspensie en nog eens 100 knollen 48 uur later met dezelfde suspensie, die bij 10 °C bewaard is.[1]) Negen dagen na de inoculaties zijn de zieke plekken vastgelegd. De zieke plekken van het eerste object waren gemiddeld iets groter dan van het object met het oude inoculum. Zeven weken na de eerste controle is de aantasting opnieuw beoordeeld door vergelijking met de aantasting van negen dagen na de inoculatie (tabel 6).

Tabel 6. Vergelijking tussen het verloop van de aantasting ontstaan door infectie met verse en 48-uur oude zwermsporensuspensie. Knollen bewaard gedurende zeven weken bij 10 °C (Bintje).

Table 6. Comparison between the course of attack produced by infection with fresh and with 48 hour old swarmspore suspension. Tubers kept at 10 °C for seven weeks (Bintje).

Aard van de zwermsporensuspensie *Nature of swarmspore suspension*	Totaal aantal zieke knollen *Total number of diseased tubers*	Percentage knollen met: *Percentage of tubers with:*			
		sterke uitbreiding* *large extension**	matige uitbreiding* *moderate extension**	zwakke uitbreiding* *slight extension**	geen uitbreiding* *no extension**
Vers *(fresh)* . .	96	66	7	16	11
48-uur oud *(old)*	45	36	16	24	24

* Uitbreiding t.o.v. de zieke plekken, die 9 dagen na inoculatie omlijnd zijn.

* *Extension with regard to the diseased spots, the size of which has been established nine days after inoculation.*

[1]) Een zwermsporensuspensie die 48-uur oud is, bevat vele gekiemde zwermsporen.

FIG. 6
Zieke knol met gedeeltelijk aangetaste stengel, gegroeid in de kas (Eersteling)
Blighted tuber with a partially affected stem, grown in a greenhouse (Duke of York)

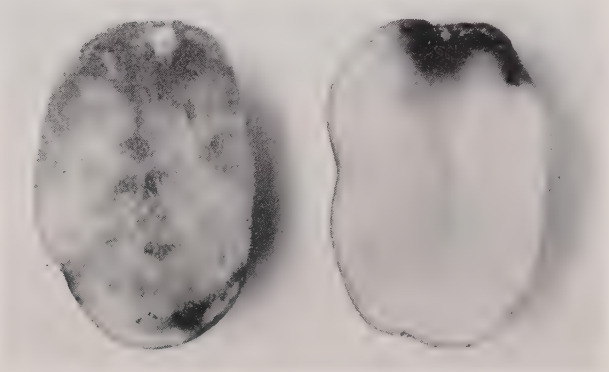


FIG. 7 Twee Bintje knollen van dezelfde partij en onder dezelfde omstandigheden bewaard 69 dagen na inoculatie. Links volkomen, rechts weinig aangetast.
Two Bintje tubers of the same lot and kept under the same conditions, 69 days after inoculation. At the left completely, at the right slightly attacked.

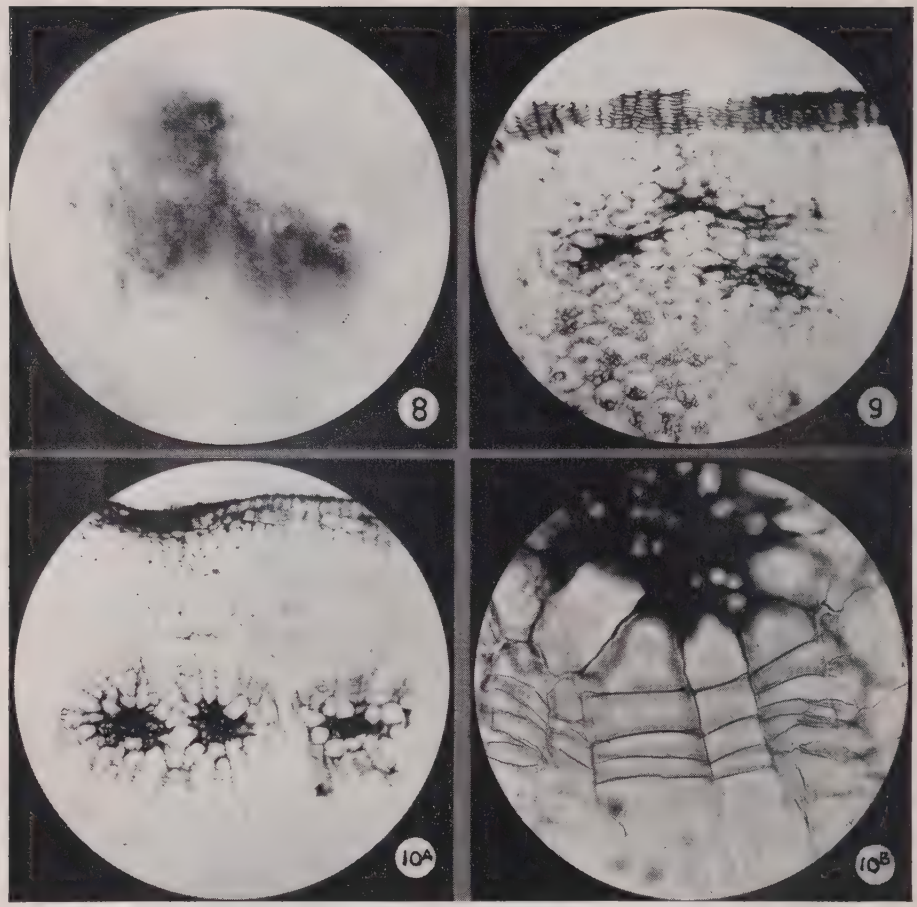


FIG. 8 Deel van een knol met lichte aantasting (Eigenheimer) × 5
Part of a tuber with slight attack (Eigenheimer) × 5

FIG. 9 Aangetast weefsel van een knol zonder verkurkte cellen × 45
Affected tissue of a tuber without corked cells × 45

FIG. 10 A. Verkurkte cellen rondom aangetast knolweefsel × 45
Affected tissue of a tuber surrounded by corked cells × 45

B. Gedeelte van 10 A × 200
Part of 10 A × 200

Uit deze tabel blijkt, dat bij infectie met 48-uur oud inoculum naar verhouding meer knollen voorkomen, waarin het mycelium zich langzaam heeft uitgebreid of tot stilstand is gekomen dan bij infectie met verse zwermsporen. In het veld kan ook infectie ontstaan door verse en oude zwermsporen of mycelium daarvan. De individuele verschillen kunnen dus ten dele hiermee verklaard worden.

Uit het volgende blijkt, dat niet alleen de toestand van de parasiet, maar ook die van de waardplant de onderlinge verschillen in infectie kan verklaren. In augustus 1954 werden pas gerooide aardappelen van het ras Eigenheimer gewassen; ze waren afkomstig van kleigrond. Vele knollen waren licht aangetast (fig. 8). Bij 55 zieke plekjes was nog na te gaan, waar de schimmel was binnengedrongen. Bij 60% van de zieke plekken waren de knollen via een lenticel geïnfecteerd en in 40% via een scheurtje bij een oogwal. LÖHNIS (1922 en 1924) vond ongeveer hetzelfde. Tijdens de bewaring bij ± 10°C breidden verschillende adertjes zich niet uit. Anatomisch onderzoek wees uit, dat deze adertjes door verkurkte cellen waren ingekapseld (fig. 10). De adertjes die zich wel uitbreidden, waren niet ingekapseld (fig. 9). In beide gevallen lagen de aangetaste cellen ongeveer even diep onder de schil. Er werden zelfs in eenzelfde knol ingekapselde en niet ingekapselde adertjes gevonden. Verschillende malen werd waargenomen, dat een ziek plekje zich slechts aan één kant uitbreidde, terwijl de rest van het zieke deel was afgesloten door verkurkte cellen.

Bij een andere proef werden drie maanden na het rooien knollen van het ras Bintje met een geconcentreerde zwermsporensuspensie bespoten. Na 10 dagen kwamen naast zwaar aangetaste knollen ook 26 licht aangetaste knollen voor. Van deze knollen werd de zieke plek omlijnd; daarna werden ze gelegd bij ± 10°C. De adertjes waren toen nog niet verkurkt. Veertien dagen later trad hier en daar kurkvorming op. Twee maanden nadat de zieke delen omlijnd waren, had bij 8 knollen de zieke plek zich uitgebreid. Bij deze knollen was de kurkvorming minder regelmatig en minder vergevorderd dan bij de zich niet-uitbreidende zieke plekken. De cellen rondom de adertjes, die zich niet uitgebreid hadden, waren pas met Soedan III rood te kleuren, nadat de uitbreiding al enkele weken stilstond. Dit zou er op kunnen wijzen, dat de verkurking begint, als het mycelium inactief geworden is. Daarom werd nagegaan of geïnactiveerd mycelium ook aanleiding geeft tot verkurking van de er omheenliggende cellen.

Met warm water werd het mycelium in zieke knollen van het ras Bintje gedood. Tien weken later waren op sommige plaatsen enkele cellen verkurkt, maar deze cellen stonden min of meer los van de aangetaste cellen. Er was geen sprake van een regelmatige rij verkurkte cellen. Het mycelium was in de met warm water behandelde knollen niet meer terug te vinden. Uit een andere proef bleek, dat door een warmwaterbehandeling bij aardappelen de vorming van wondkurk niet onderdrukt wordt.

Uit deze waarnemingen en proeven is niet met zekerheid op te maken of de knol zich in sommige gevallen actief verzet tegen de indringer. De mededeling van LÖHNIS (1922) en BEHR (1949) dat het mycelium van Phytophthora infestans in genarcotiseerde knollen veel sneller groeit dan in normale knollen, en waarnemingen van BEHR dat door narcose ook de kurkvorming opgeheven wordt, wijzen echter wel in deze richting.

Reeds DE BARY (1861) heeft opgemerkt, dat verkurkte cellen rondom aangetast weefsel voor kunnen komen. LÖHNIS (1922) heeft deze kurkvorming ook

waargenomen, terwijl MEYER (1940) meedeelde, dat Phytophthora infestans remmend werkt op dit proces.

ALTEN & ORTH (1941) en HÄNNI (1949) hebben de invloed van de bemesting, LEPIK (1940), HAGENGUTH & GRIESINGER (1941) de invloed van stikstof- en eiwitgehalte op de vatbaarheid van de knol nagegaan. Het grillig gedrag van de schimmel is hier echter niet mee te verklaren.

Het is dus nog niet mogelijk een nauwkeurige verklaring te geven voor het verschijnsel, dat de uitbreidingssnelheid van het mycelium in knollen van hetzelfde ras onder gelijke omstandigheden zo verschillend kan zijn. Het evenwicht tussen parasiet en waardplant is blijkbaar zo labiel, dat door kleine verschillen in virulentie van de schimmel en in physiologische toestand van de knol, dit evenwicht naar de ene of naar de andere zijde verschoven wordt. Over het hoe en waarom kan maar weinig met zekerheid gezegd worden. Zelfs in zeer vatbare knollen waarin de parasiet bij een bepaalde temperatuur in het algemeen de overhand heeft, kan het voorkomen, dat de schimmel niet in staat is de knol geheel aan te tasten.

Een bijkomende factor is nog, dat ook andere micro-organismen een door Phytophthora geïnfecteerde knol kunnen binnendringen. Soms heeft dit tot gevolg, dat de schimmel gedood wordt door dit later binnengedrongen organisme (WINKELMANN 1949). Men kan b.v. in zieke partijen veel Phytophthora-zieke knollen vinden, die ook door Fusarium-soorten zijn aangetast. Meestal lukt het dan niet meer Phytophthora hieruit te isoleren.

Wanneer in de herfst een knol door Phytophthora is aangetast, kunnen zich tijdens de bewaring de volgende mogelijkheden voordoen. In de eerste plaats kan het gebeuren, dat de gehele knol en dus ook de ogen aangetast worden en afsterven. Bovendien kan het voorkomen, dat de schimmel in een knol geïnactiveerd wordt door later binnengedrongen organismen. Ook om andere redenen kan het mycelium dood gaan en in dat geval is de zieke plek vaak door verkurkte cellen ingekapseld. In al deze gevallen kunnen geen secundair-zieke planten ontstaan. Slechts die knollen, waarin het mycelium zich zo langzaam uitbreidt, dat in het voorjaar nog levende spruiten aanwezig zijn en waarvan het mycelium zijn activiteit nog niet verloren heeft, kunnen secundair-zieke planten geven. Deze poters vormen een potentieel gevaar voor het aardappelgewas.

B. De betekenis van de afstand van mycelium – oog op het tijdstip van het poten

Uit de veldproeven die in hoofdstuk 4 beschreven zijn, is gebleken, dat niet alle knollen, waarin zich actief mycelium van Phytophthora bevindt en waarvan één of meer stengels boven komen, secundair-zieke planten geven. In dit gedeelte zal de betekenis van de afstand van het mycelium tot een oog of spruit nader behandeld worden.

Volgens de gegevens in tabel 3 op pag. 106 lijkt er een verband te bestaan tussen de mate, waarin de knollen aangetast zijn en het aantal secundair-zieke planten. Daar de knollen aan het naveleinde waren geïnoculeerd, was de afstand van het mycelium tot de ogen bij een sterk aangetaste knol kleiner dan bij een minder zieke knol. Waarschijnlijk bestaat er dus een verband tussen de afstand van het mycelium tot de ogen en de kans, dat de plant secundair-ziek wordt. Om de in-

vloed van de afstand van het mycelium tot een oog op het aantal secundair-zieke planten na te gaan, is de volgende proef uitgevoerd.

Knollen van het ras Eersteling werden op verschillende afstanden van een oog geïnoculeerd. De overige ogen werden uitgestoken. Nadat de knollen twee dagen bij ± 12°C bewaard waren, werden ze in gesteriliseerde grond gepoot in een kas, waarvan de temperatuur tussen 15°C en 25°C schommelde. De lengte der spruiten varieerde van 2 tot 10 mm. Zodra bij een plant symptomen van ziekte zichtbaar werden, werd een glazen stolp over de plant gezet. In tabel 7 zijn de gegevens van deze proef samengevat.

TABEL 7. Het verband tussen de afstand mycelium – oog en het percentage secundair-zieke planten (Eersteling)

Table 7. Relationship between distance mycelium – eye and the percentage of secondarily diseased plants (Duke of York)

Object *Treatment*	Afstand inoculatieplek–oog in cm *Distance from inoculation point to an eye in cm*	Aantal gepote knollen *Number of tubers planted*	Percentage bovengekomen planten *Percentage of plants emerged*	Percentage sec.-zieke planten *Percentage of sec. diseased plants*	Percentage sec.-zieke planten t.o.v. bovengekomen planten *Perc.* $\frac{diseased}{emerged}$
1	0.4	58	2	(0)	(0)
2	1.5–2	60	27	7	25
3	2.5–3	60	69	20	29
4	5.5–6	50	98	14	14

Uit deze tabel blijkt, dat er een duidelijk verband bestaat tussen de afstand van de inoculatieplek tot een oog en het percentage bovengekomen planten en het percentage secundair-zieke planten. Wanneer deze afstand klein is, worden de meeste spruiten zo vroeg geïnfecteerd, dat ze geen kans meer krijgen boven te komen. Dit is ook de reden, waarom bij de objecten 1 en 2 zo weinig secundair-zieke planten voorkomen. Dit is evenals het feit, dat bij object 4 de grote afstand de beperkende factor is, af te leiden uit de gegevens in de laatste kolom en uit figuur 11. Naarmate

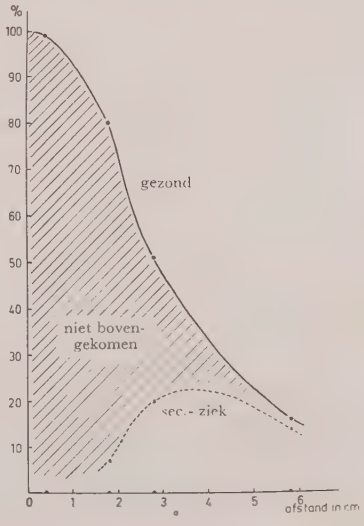


FIG. 11
Invloed afstand van inoculatieplek tot spruit op het percentage sec.- zieke planten (------) en het percentage sec.- zieke planten + niet bovengekomen planten (——)

Influence of distance from inoculation point to sprout, on the percentage of sec. diseased plants (------), *and the percentage of sec. diseased plants + plants not emerged* (——)

de afstand groter is, wordt de kans kleiner, dat het mycelium nog in een spruit groeit. Blijkbaar kan de schimmel in de reeds goed ontwikkelde stengel minder gemakkelijk binnendringen dan in een jong stengeltje. Waargenomen werd, dat stengels die reeds flinke wortels hadden gevormd, vaak zeer los aan de zieke moederknol verbonden waren. Het is begrijpelijk, dat zulke stengels moeilijk secundair-ziek worden. In enkele gevallen is echter ook geconstateerd, dat een stengel nog stevig aan de zieke moederknol zat, terwijl de schimmel niet in de stengel aanwezig was. Evenals in zieke knollen gezond weefsel voorkomt naast ziek weefsel, kan blijkbaar ziek weefsel van de moederknol grenzen aan gezond weefsel van de stengel.

Uit deze proef volgt, dat, als het mycelium zich bij het poten op ± 3 cm van de spruiten bevindt, de kans het grootst is voor het optreden van secundair-zieke planten. Deze afstand is echter afhankelijk van tal van factoren, zoals virulentie van de schimmel, vatbaarheid van de knol, groeikracht en ontwikkeling van de spruit.

C. De verhouding waardplant – parasiet in knol en stengel na het poten

Voor het ontstaan van een secundair-zieke plant moet het mycelium van Phytophthora zich in de knol uitbreiden, vervolgens een spruit infecteren en daarin naar boven groeien. Of dit gelukt, hangt van verschillende omstandigheden af. In het vorige gedeelte is reeds gebleken, dat de afstand van het mycelium tot een spruit belangrijk is; maar ook de vatbaarheid van de knol speelt een rol. Wanneer de schimmel de stengel is binnengedrongen, gaan de vatbaarheid van de stengel, de temperatuur en de vochtigheid van de grond een overwegende rol spelen. Deze factoren zullen hier nu nader besproken worden.

De temperatuur en vochtigheid van de grond

Melhus (1913 en 1915) vond, dat tussen 23°–27°C meer stengels secundair-ziek werden dan bij lagere temperatuur. Ook Thomas (1947) kreeg de indruk, dat hogere temperaturen gunstiger waren voor de vorming van secundair-zieke planten dan lagere temperaturen.

Daar niet voldoende „geconditionneerde" ruimten ter beschikking waren, was het niet mogelijk hier nauwkeurige gegevens over te verzamelen. Wel werd uit twee proefnemingen de indruk verkregen, dat bij ± 20°C meer secundair-zieke planten ontstaan dan bij ± 10°C. Deze indruk wordt bevestigd door een vergelijking van de gegevens in tabel 9 met die in tabel 10.

Volgens Melhus (1915) zou tot het bovenkomen van de planten de grond betrekkelijk droog en daarna vochtig moeten zijn om de meeste secundair-zieke planten te geven. Ook uit eigen gegevens (zie tabel 3) zou men de betekenis van het vochtgehalte van de grond af kunnen leiden.

Om dit verder te bestuderen werden in het voorjaar van 1955 te Wageningen op verschillende grondsoorten geïnoculeerde knollen van het ras Eersteling gepoot (tabel 8).

Uit deze tabel blijkt, dat het vochtgehalte van de grond een duidelijke invloed heeft. Het verschil in aantal secundair-zieke planten tussen klei en humeuze zandgrond moet waarschijnlijk grotendeels toegeschreven worden aan het hogere vochtgehalte van de klei en niet of in mindere mate aan de grondsoort zelf.

TABEL 8. Het verband tussen vochtgehalte van de grond en percentage secundair-zieke planten (Eersteling)

Table 8. Relationship between moisture content of the soil and percentage of secondarily diseased plants (Duke of York)

Grondsoort *Soil*	Vochtgehalte in mei *Moisture content in May*	Aantal gepote knollen *Number of tubers planted*	Percentage bovengekomen planten *Percentage of plants emerged*	Percentage sec.-zieke planten *Percentage of sec. diseased plants*	Percentage sec.-zieke planten t.o.v. bovengekomen planten *Perc. diseased / emerged*
Zware klei *Heavy clay soil*	Zeer vochtig *Wet*	200	42	10	24
Humeuze zandgrond *Sandy soil*	Zeer vochtig *Wet*	200	61	6	10
Humus-arme zandgrond *Sandy soil*	Droog *Dry*	200	55	2	4

Het zichtbaar worden van de symptomen op de bovengrondse delen zou beïnvloed kunnen worden door de luchtvochtigheid. Aangezien boven zeer vochtige grond de lucht ook vochtiger is, zou het in tabel 8 aangetoonde verband, te wijten kunnen zijn aan verschillen in luchtvochtigheid. Uit een andere proef is echter gebleken, dat het zichtbaar worden van de symptomen niet of in zeer geringe mate beïnvloed wordt door de luchtvochtigheid. Het is dus geoorloofd uit de proef de conclusie te trekken, dat in vochtige grond de kans op het optreden van secundair-zieke planten groter is dan in droge grond.

De vatbaarheid van het ras

Het is bekend, dat de snelheid waarmee het mycelium zich in de knol uitbreidt, afhankelijk is van het ras. Daarom zal ook de vatbaarheid van het ras een belangrijke factor zijn.

Om hiervan iets te weten te komen werden van verschillende rassen elk 40 geïnoculeerde knollen in gesteriliseerde grond gepoot. Bovendien werden geïnoculeerde knollen van dezelfde rassen en van het ras Eersteling in het voorjaar 1955 in niet steriele vochtige humeuze zandgrond gepoot. De knollen van de zeer vatbare rassen Eersteling en Eigenheimer werden 14 dagen en die van de andere rassen 30 dagen vóór het poten op een willekeurige plaats geïnoculeerd. Om bij de weinig vatbare rassen Voran en Noordeling de kans op spruitinfectie te vergroten, werd bij deze rassen vooral aan het topeinde geïnoculeerd (tabel 9 en 10, blz. 118).

De resultaten van beide proeven, vermeld in de tabellen 9 en 10, stemmen goed met elkaar overeen. Bij de combinatie vatbare knol en vatbaar loof ontstaan de meeste secundair-zieke planten. Is òf het loof weinig vatbaar (zoals bij Furore en in mindere mate bij Eigenheimer) òf de knol (zoals bij Koopmans Blauwe) dan is het aantal secundair-zieke planten geringer. Is zowel loof als knol weinig vatbaar, dan is de kans op het ontstaan van secundair-zieke planten blijkbaar zeer gering of nul. Dit is het geval bij de rassen Voran en Noordeling.

De stengels van twee Noordeling-planten die in de kas waren gegroeid, ver-

TABEL 9. Het verband tussen knol- en loofvatbaarheid en percentage secundair-zieke planten. Proef in een verwarmde kas bij gemiddelde temperatuur van ± 18°C. Per object 40 knollen.

Table 9. Relationship between the susceptibility of tuber and foliage and percentage of secondarily diseased plants. Experiment in a heated glasshouse at a mean temperature of about 18°C. Per treatment 40 tubers.

Ras *Variety*	Vatbaarheid volgens Rassenlijst 1955[1] *Susceptibility according to the List of Varieties 1955*[1]		Aantal secundair-zieke planten *Number of sec. diseased plants*	Perc. secundair-zieke planten *Percentage of sec. diseased plants*
	Knol *Tuber*	Loof *Foliage*		
Saskia	5	4	8	20
Eigenheimer . .	3	5	4	10
Furore	5	8	3	8
Koopmans Blauwe	8	3	3	8
Voran	7	7	0	0
Noordeling . . .	8	7,5	0	0

[1] Laag cijfer: grote vatbaarheid.
[1] *Low number: very susceptible.*

TABEL 10. Het verband tussen knol- en loofvatbaarheid en percentage secundair-zieke planten. Proef in het veld bij gemiddelde grondtemperatuur van ± 10°C.

Table 10. Relationship between susceptibility of tuber and foliage and percentage of secondarily diseased plants. Experiment in the field at a mean soil temperature of about 10°C.

Ras *Variety*	Vatbaarheid volgens Rassenlijst 1955[1] *Susceptibility according to the List of Varieties 1955*[1]		Aantal gepote knollen *Number of tubers planted*	Percentage bovengekomen planten *Percentage of plants emerged*	Percentage sec.-zieke planten *Percentage of sec. diseased plants*	Percentage sec.-zieke planten t.o.v. bovengekomen planten *Perc.* $\frac{\text{diseased}}{\text{emerged}}$
	Knol *Tuber*	Loof *Foliage*				
Eersteling	3	3	200	61	6	10
Saskia	5	4	270	63	7	11
Eigenheimer	3	5	300	64	3	4
Furore	5	8	300	62	2	3
Koopm. Bl.	8	3	300	97	3	3
Voran	7	7	300	39	0	0
Noordeling	8	7.5	300	95	0	0

[1] Laag cijfer: grote vatbaarheid.
[1] *Low number: very susceptible.*

toonden aan de voet een verkleuring, die aan een aantasting van Phytophthora deed denken. Maar zelfs bij een luchtvochtigheid van 100% ontstonden hierop geen sporangiën. Dit is evenwel nog geen bewijs, dat Phytophthora niet aanwezig was, omdat de schimmel mogelijkerwijze op stengels van weinig vatbare planten niet sporuleert. Om dit na te gaan, werden planten van verschillende rassen in de oksels geïnoculeerd met zwermsporen van Phytophthora infestans en bij ± 100% luchtvochtigheid geplaatst. Na een aantal dagen werd de mate van sporulatie onderling vergeleken.

Ras *Variety*	Loofvatbaarheid volgens Rassenlijst 1955 *Susceptibility of foliage acc. to the List of Varieties 1955*	Mate van sporenvorming op stengels *Degree of sporulation on stems*
Eersteling	3	zeer veel *very numerous*
Eigenheimer	5	veel *numerous*
Furore	8	weinig *not numerous*
Koopmans Blauwe	3	veel *numerous*
Voran	7	sporadisch *sporadic*
Noordeling	7.5	geen *nil.*

Volgens bovenstaand overzicht is de sporulatie op de stengel zeer afhankelijk van de vatbaarheid van het loof. Ook al zou het mycelium bij rassen zoals Noordeling en Voran, naar boven groeien, dan nog is de kans gering, dat er sporangiën gevormd worden.

Van de zieke knollen die in de herfst in een partij pootaardappelen na het sorteren nog voorkomen, geeft slechts een zeer gering aantal een secundair-zieke plant. Tijdens de bewaring vallen al zeer veel knollen uit, omdat het mycelium in deze poters om de één of andere reden afsterft. De kans op het ontstaan van een secundair-zieke plant is het grootst, wanneer aan de volgende voorwaarden voldaan is: actief mycelium moet zich op de *juiste* afstand van een spruit bevinden, de vatbaarheid van knol en loof moet groot zijn en de grond, waarin ze gepoot worden, behoort een temperatuur van ± 20 °C te hebben en moet bovendien vochtig zijn. De juiste afstand van het mycelium tot een spruit wordt bepaald door de schimmel, knol en spruit, elk met zijn individuele gedragingen. Daarom is het niet mogelijk alle factoren zo in de hand te hebben, dat elke gepote zieke knol ook een secundair-zieke plant geeft. In het veld zijn ook de andere voorwaarden doorgaans niet optimaal, zodat daar het percentage secundair-zieke planten meestal laag is.

7. BESPREKING

In dit deel is aangetoond, dat de overwintering van Phytophthora kan plaatsvinden in geïnfecteerde knollen en dat deze aanleiding kunnen geven tot het ontstaan van secundair-zieke planten, waaruit primaire haarden in aardappelpercelen en in opslag op afvalhopen ontstaan.

Evenwel is nog niet aannemelijk gemaakt, dat deze wijze van overwinteren zo veelvuldig voorkomt, dat hiermee het algemeen optreden van Phytophthora later in het seizoen verklaard kan worden. Evenmin is bewezen, dat de parasiet ook nog niet op een andere wijze overblijft.

Wat het eerste punt betreft is het van belang hier mede te delen, hoeveel primaire haarden in een bepaald gebied zijn waargenomen.

In 1953, het jaar waarin de meest nauwkeurige veldwaarnemingen zijn gedaan, werden in De Streek 15 haarden in aardappelpercelen aangetroffen over een gebied van ± 16 km², d.i. gemiddeld ongeveer één haard per km². In het volgende deel zal blijken, dat in De Streek bij normale weersgesteldheid één haard eind juni of begin juli ongeveer één km² besmet kan hebben. Het aantal haarden is dus voldoende om het ontstaan van een epidemie te verklaren.

Bovendien is het mogelijk te berekenen, hoeveel zieke knollen gepoot moeten worden om één haard per km² te krijgen. Men moet dan allereerst in aanmerking nemen, dat in De Streek ± 80 % van het areaal uit aardappelen bestaat, zodat per km² ongeveer 160.000 kg pootaardappelen nodig zijn. Aan de hand van de resultaten van de veldproeven mag men aannemen, dat 100 zieke poters van een vatbaar ras minstens één secundair-zieke plant geeft. Wanneer dus één geïnfecteerde knol voorkomt op 1600 kg pootaardappelen, worden ongeveer 100 zieke knollen per km² gepoot; daaruit zal tenminste één haard ontstaan. Volgens mededelingen van keurmeesters van de N.A.K. en ervaren aardappeltelers mag zeer zeker aangenomen worden, dat per 1600 kg pootaardappelen van een vatbaar ras wel één geïnfecteerde knol voorkomt.

De infectie die van opslag op afvalhopen kan uitgaan, is bij deze berekening zelfs buiten beschouwing gelaten. Het is daarom zeker geoorloofd te zeggen, dat het algemeen voorkomen van de aardappelziekte in De Streek verklaard kan worden uit de overwintering van Phytophthora infestans in de knol. Dit geldt ook voor andere gebieden, maar dat zal in het volgende deel behandeld worden.

Verder is niet afdoende bewezen, dat de schimmel ook niet in de grond kan overblijven, maar hiervoor zijn geen aanwijzingen. Enkele proeven maken dit bovendien minder waarschijnlijk.

Klei- en zandgrond, waarop een ziek aardappelgewas had gestaan, werd na het rooien wekelijks op gezonde knolhelften gestreken en in vochtige bakken gelegd. Enkele weken na het rooien waren de beide gronden niet meer infectieus. Daarna werden de beide grondsoorten met een geconcentreerde zwermsporensuspensie van Phytophthora geïnoculeerd en opnieuw werd op dezelfde wijze het infectievermogen van de grond bepaald. De klei- en zandgrond waren 5 resp. 4 weken na de inoculatie niet meer infectieus. Dit komt goed overeen met de gegevens van Murphy (1922).

Op grond van deze proeven is het zeer onwaarschijnlijk, dat de schimmel lange tijd als saprophyt in niet steriele grond kan leven. De schimmel zou echter op maar enkele plaatsen in de grond behoeven over te blijven om voldoende haarden te verkrijgen. Hoewel het experimenteel moeilijk is aan te tonen, moet het om de volgende redenen zeer onwaarschijnlijk geacht worden, dat deze overwintering voorkomt.

Dat in het centrum van elke haard een secundair-zieke plant is gevonden of een open plek, die vermoedelijk ontstaan is door het verwijderen van deze plant, wijst allereerst al op een overwintering in zieke knollen. Bovendien is nergens gebleken, dat de aardappelziekte juist daar het eerst optreedt, waar het vorige jaar ook zieke aardappelen gestaan hebben; er werden zelfs haarden aangetroffen op gescheurd grasland. De infectieproeven met grond van zieke percelen duiden er niet op, dat de schimmel jarenlang in de grond kan overblijven. Daarentegen is wel een duidelijk verband gevonden tussen de aard van het pootgoed en het voorkomen van haarden. Bovendien heeft de overwintering in zieke knollen zo veelvuldig plaats, dat zonder andere overwinteringswijzen het algemeen optreden verklaard kan worden.

Het is zeker verantwoord uit de gegevens, die in dit deel verwerkt zijn, de conclusie te trekken, dat Phytophthora infestans in zieke knollen overblijft en dat het zeer onwaarschijnlijk is, dat deze schimmel ook nog op een andere wijze overwintert.

HOOFDSTUK II

DE EPIDEMIOLOGIE

1. INLEIDING

Nu in het voorgaande gedeelte vastgesteld is, dat Phytophthora infestans elk jaar opnieuw op enkele plaatsen in het veld begint, is het van belang na te gaan of hieruit het algemeen optreden later in het seizoen verklaard kan worden. In aardappelpercelen en in opslag van zieke weggeworpen knollen werden primaire haarden aangetoond; verder zijn geen aanwijsbare overwinteringsbronnen gevonden. In dit hoofdstuk zal nagegaan worden, hoe de opbouw van de populatie en het verloop van de ziekte vanuit deze infectiebronnen plaats vindt.

De bestudering van de epidemiologie kan ook praktische betekenis hebben. Het tijdstip immers, waarop geadviseerd wordt een aardappelgewas met een bestrijdingsmiddel tegen Phytophthora te behandelen, wordt bepaald door het verband, dat bestaat tussen de weersgesteldheid en het optreden van de aardappelziekte. Dit verband is echter minder eenvoudig dan tot nu toe aangenomen werd, want de mate van optreden en het algemeen worden van de ziekte wordt bepaald door:

1. het aantal infectiebronnen
2. de verspreidingssnelheid van Phytophthora.

Gezien de conclusies uit het vorige hoofdstuk mag er van uit worden gegaan, dat er geen andere infectiebronnen zijn dan de primaire haarden, zoals die in de inleiding zijn gedefinieerd.

2. HET AANTAL PRIMAIRE HAARDEN

In het centrum van De Streek, een gebied van ± 16 km², werden in 1953 nauwkeurige waarnemingen verricht omtrent het voorkomen van de aardappelziekte. Daar werden in de eerste helft van juni 15 primaire haarden op aardappelpercelen en drie op afvalhopen gevonden. Waarschijnlijk zijn niet alle haarden ontdekt, zodat aangenomen mag worden, dat per km² minstens één primaire haard op aardappelpercelen voorkwam. De haarden op afvalhopen zullen voorlopig buiten beschouwing gelaten worden.

In 1952 en 1954 is er niet naar gestreefd om in een bepaald gebied alle primaire haarden op te sporen, zodat uit de gegevens van deze jaren de dichtheid van de haarden niet vastgesteld kon worden. Wel werd de indruk verkregen, dat in 1953 meer haarden voorkwamen dan in de beide andere jaren. Voor een algemene berekening is het daarom gewenst, de gemiddelde dichtheid van de haarden iets kleiner te nemen dan die in 1953 werd gevonden. Toen werd ongeveer één haard per km² waargenomen; dat betekent voor De Streek – waar ± 80% van het oppervlak met aardappelen is beplant – één haard per 80 ha aardappelen (bijna uitsluitend Eersteling). Eenvoudigheidshalve wordt het gemiddelde gesteld op één haard per 100 ha Eersteling. Voor het ras Bintje, dat zowel in

knol als loof bijna even vatbaar is als Eersteling, zal ongeveer hetzelfde gelden Voor minder vatbare rassen kan verwacht worden, dat één primaire haard gevonden zal worden op een groter aantal ha aardappelen. Deze oppervlakte kan geschat worden met behulp van de gegevens van tabel 10 en de vatbaarheidscijfers uit de Rassenlijst. Men vindt dan voor:

Eersteling en Bintje . . . . . één haard per 100 ha
Eigenheimer . . . . . één haard per 250 ha
Koopman's Blauwe en Furore. . . . . één haard per 300 ha
Ultimus, Record, Meerlander en IJsselster . . . . . één haard per 1000 ha

In de rassen Alpha, Bevelander, Gineke, Libertas, Noordeling en Voran komen waarschijnlijk geen of zeer weinig primaire haarden voor.

Voor verschillende provincies of streken is met deze gegevens en met die uit de rassenstatistiek van de Beschrijvende Rassenlijst 1955 het aantal primaire haarden in aardappelpercelen geschat en hieruit is de haarddichtheid, dit is het aantal primaire haarden per km² land, berekend (tabel 11).

TABEL 11. Geschat aantal primaire haarden in aardappelpercelen per km² land (haarddichtheid) in verschillende delen van Nederland

Table 11. Estimated number of primary foci in potato fields per km² of land (density of foci) in various parts of the Netherlands

Gebied *Region*	Oppervlakte land in km² *Area of land in km²*	Geschat aantal haarden *Estimated number of foci*	Aantal km² land/haard *Number of km² land/focus*	Aantal haarden/km² (Haarddichtheid) *Number of foci/km² land*
De Streek (gedeeltelijk)	16	15[1]	1	1
Noord-Friesland . . .	± 900	50	20	0,06
Zeeland	1690	80	20	0,05
Noord-Brabant	4900	70	70	0,01
Drenthe	2620	30	90	0,01
Utrecht	1320	2	660	0,001
Nederland	32410	560	60	0,02

[1] Waargenomen aantal haarden. *Number of foci observed.*

De in deze tabel vermelde waarden voor het aantal haarden per km² zijn – zoals reeds gezegd – slechts een benadering. Afwijkingen kunnen voorkomen; in de eerste plaats, omdat het aantal haarden van jaar tot jaar vrij sterk zal kunnen variëren. Enigszins betrouwbare gegevens hierover zijn er evenwel niet, zodat dit een onzekere factor is.

In de tweede plaats kunnen afwijkingen van de gegeven waarden optreden, omdat primaire haarden in opslag op afvalhopen e.d. niet in deze tabel verwerkt zijn. In de volgende paragraaf zal blijken, dat deze haarden in De Streek een zeer ondergeschikte rol spelen. Het is echter niet zeker of dit ook elders in Nederland het geval is. Maar al zouden deze haarden daar van iets meer betekenis zijn, dan zal toch de onderlinge verhouding van de getallen vermoedelijk ongeveer gelijk blijven. Uit tabel 11 mag men dus in ieder geval concluderen, dat het aantal haarden per km² van streek tot streek sterk uiteen loopt.

3. DE VERSPREIDING VAN PHYTOPHTHORA VANUIT DE PRIMAIRE HAARDEN

A. Enige waarnemingen betreffende de verspreiding

In figuur 12 zijn twee primaire haarden afgebeeld, die op 4 juni 1953 in De Streek in het ras Eersteling voorkwamen. Volgens het K.N.M.I. was te Hoorn op 14 t/m 16, 18 en 19, 26 en 27 mei de weersgesteldheid gunstig voor het optreden van de aardappelziekte. Tijdens de eerste twee perioden was de windrichting zuid-west en gedurende de laatste periode noord-west. Uit de ligging

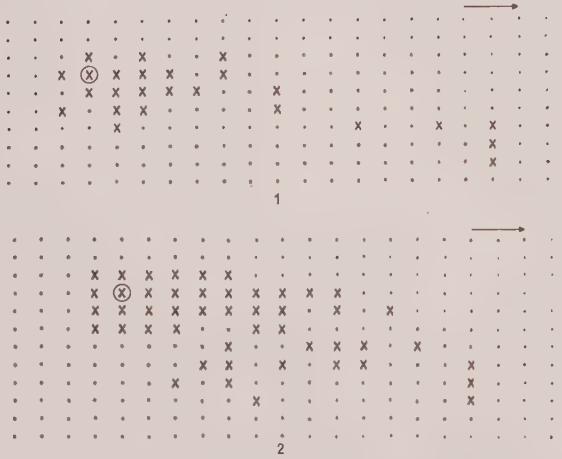


FIG. 12
Primaire haarden in percelen met Eersteling op 4 juni 1953 in De Streek

Primary foci in potato fields with the variety Duke of York on June 4, 1953 in De Streek

⊗ secundair-zieke plant
secondarily diseased plant

× primair-zieke plant
primarily diseased plant

• gezonde plant
healthy plant

van de secundair-zieke planten in de haarden blijkt, dat de infectie in noord-oostelijke richting is verlopen. Op de secundair-zieke planten heeft de schimmel dus midden mei reeds gesporuleerd en in de laatste gunstige periode hebben de haarden zich blijkbaar weinig uitgebreid.

In figuur 13 is de uitbreiding van haard 2 in noord-oostelijke richting weergegeven, zoals die op 23 juni waargenomen is. In de andere richtingen had de schimmel zich iets minder verspreid. Tussen 4 en 23 juni was te Hoorn op 11, 12 en 15 juni de weersgesteldheid gunstig voor het optreden van de aardappelziekte. Aangezien Phytophthora op geïnfecteerde blaadjes na vier dagen nog niet in het veld kan sporuleren, kan dit als één periode beschouwd worden. Na maximaal vier gunstige perioden had Phytophthora zich dus minstens over 250 m in noord-oostelijke richting verspreid. Op grotere afstand kwam hier en

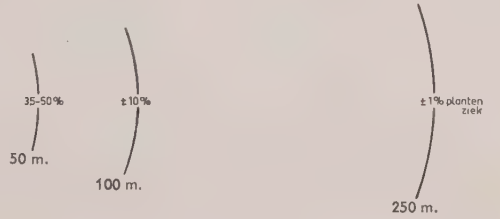


FIG. 13
Uitbreiding haard 2 in noord-oostelijke richting op 23 juni 1953

Extension of focus 2 in north-east direction on June 23, 1953

daar nog wel een ziek blad voor, maar wanneer de aantastingsgraad zo laag is, kan men moeilijk een verband leggen met de oorspronkelijke haard; wel mag men aannemen, dat de schimmel zich over een groter gebied verspreid heeft dan hier weergegeven is. Vele percelen waren op die datum, hoewel in zeer lichte graad, reeds besmet.

Nadat op 23, 24 en 25 juni de weersgesteldheid opnieuw gunstig geweest was, zag men overal zieke planten. Het leek alsof de aardappelziekte plotseling epidemisch was opgetreden. Dit is geheel in overeenstemming met wat PETHYBRIDGE in 1911 geschreven heeft: „What to a farmer might appear to be a sudden epidemic would be in many, if not in all cases to a trained observer nothing more than a rather quick culmination to a series of events which had been slowly proceeding beforehand more or less unobserved by others".

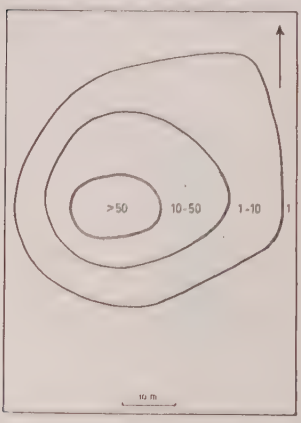


FIG. 14
Besmettingsgraad (% zieke planten) van een perceel met Wilpo te Aarle-Rixtel (N.B.) op 30 juni 1954

Degree of infection (% diseased plants) in a field with the variety Wilpo on June 30, 1954 at Aarle-Rixtel

De uitbreiding van een haard elders in het land behoeft niet gelijk te zijn aan de uitbreiding in De Streek, waar op bijna elke akker het zeer vatbare ras Eersteling wordt verbouwd. Daarom zal ook de uitbreiding van een primaire haard in Noord-Brabant behandeld worden.

Op 14 juni 1954 vond een landbouwer te Aarle-Rixtel (N.B.) in zijn aardappelveld, waarop het ras Wilpo verbouwd werd, enige zieke planten. Op 30 juni was het gehele perceel reeds besmet (fig. 14). De naburige aardappelpercelen waren nog geheel gezond. Er waren dus geen aanwijzingen voor andere, buiten dit zieke veld gelegen, primaire haarden. Op 21 juli had de schimmel zich over verscheidene akkers in de omgeving verspreid. Vóór die datum kwamen volgens het K.N.M.I. in Noord-Brabant vijf gunstige perioden voor, waarvan drie vóór 30 juni. Om de verspreiding weer te kunnen geven, werden op 21 juli zoveel mogelijk percelen met het ras Bintje (een zeer vatbaar ras) op het voorkomen van de ziekte onderzocht en werd de graad van aantasting van elk veld uitgedrukt in het percentage zieke blaadjes (fig. 15). Sommige velden waren met een bestrijdingsmiddel behandeld, zodat deze minder sterk aangetast waren dan men uit hun ligging ten opzichte van het Wilpo-perceel zou afleiden.

Uit deze figuur mag men concluderen, dat de schimmel zich over een grote afstand heeft verspreid en vooral in noord-oostelijke richting. Enkele aardappelpercelen die in deze richting lagen, waren reeds zwaar aangetast, terwijl op korte afstand daarvan nog gezonde percelen voorkwamen. Dit bewijst, dat een veld dan pas ziek wordt, als voldoende inoculum aanwezig is en de weersgesteldheid gunstig. De eerstgenoemde factor wordt door landbouwmeteorologen wel eens over het hoofd gezien.

Deze beschrijving laat zien, dat ook in andere delen van Nederland Phytophthora zich tamelijk snel over een grote afstand kan verspreiden.

Naast primaire haarden op aardappelpercelen kunnnen ook haarden in opslag

FIG. 15 Besmettingsgraad van percelen met Bintje in de omgeving van het veld met Wilpo (■) te Aarle-Rixtel op 21 juli 1954. Getallen geven percentage zieke blaadjes aan.
Degree of infection in fields with the variety Bintje in the environment of the field with the variety Wilpo (■) at Aarle-Rixtel on July 21, 1954. Numbers indicate the percentage of diseased leaflets.

van weggeworpen zieke knollen voorkomen. Hoe staat het nu met de verspreiding vanuit deze haarden?

In De Streek werden in 1953 drie primaire haarden op afvalhopen gevonden. Van één haard was infectie uitgegaan op een aardappelveld, dat daar ongeveer 30 m van verwijderd lag, terwijl de andere twee haarden geïsoleerd waren gebleven. Het opslag op een afvalhoop is maar van beperkte omvang en de afstand tot het dichtstbijzijnde aardappelgewas bedraagt vaak meer dan 30 m, waardoor de kans, dat sporangiën op een naburig veld terecht komen, betrekkelijk klein is (pag. 130).

In Friesland werden twee haarden in opslag van zieke weggeworpen knollen aangetroffen, die naburige aardappelvelden hadden besmet. In het ene geval stond het opslag aan de rand van een perceel met aardappelen en in het andere geval besloeg het opslag een vrij groot oppervlak. In zulke gevallen is de infectiekans veel groter.

Er kan dus infectie uitgaan van een primaire haard, die in opslag van zieke, weggeworpen knollen voorkomt. In De Streek zijn afvalhopen als infectiebron minder belangrijk, omdat daar de grootte van de plek met opslag in vergelijking met de afstand tot het dichtstbijgelegen aardappelperceel doorgaans klein is.

Voor andere gebieden ontbreken voldoende gegevens. Wanneer echter zieke knollen naast een aardappelperceel worden geworpen, zoals in Friesland waargenomen werd, kunnen deze in belangrijke mate bijdragen tot de infectie van naburige velden.

Bij het bestuderen van de primaire haarden in De Streek was het opgevallen, dat vele primair-zieke planten aan de stengels waren aangetast, terwijl de bladeren van dergelijke stengels veelal gezond waren. Dit verschijnsel is daar algemeen bekend onder de naam „stengelziekte". De zieke stengels zijn gekenmerkt door langgerekte bruin-zwarte vlekken, die zich zowel naar boven als naar beneden kunnen uitbreiden. De infectie kan daarbij ook in bladstelen en bladeren overgaan. Vroeg in het seizoen – de haarden zijn dan nog klein – kan men planten met deze symptomen veelvuldig aantreffen, terwijl later de bladaantasting gaat overheersen.

Aanvankelijk leek het moeilijk voor dit verschijnsel een verklaring te geven, totdat opviel, dat zelfs in die gevallen, waarbij de aantasting nog maar een geringe afmeting had, in het zieke stengeldeel steeds een oksel was te vinden, waarvan de knop geheel was aangetast. De volgende hypothese werd toen opgesteld. Wanneer eind mei of begin juni deze „stengelziekte" zo opvalt, is de luchtvochtigheid in het gewas meestal ongunstig voor de ontwikkeling van de aardappelziekte, mede omdat zonnestralen door de open stand van het gewas vrije toegang tot de planten hebben. Sporangiën die op bladeren terecht komen, zullen dan weinig kans hebben een infectie teweeg te brengen. In de oksels van de planten evenwel zullen dauw- en regendruppels langer aanwezig blijven dan op bladeren. Sporangiën die daar terecht komen, zullen dus meer kans hebben om te kiemen; via de jonge knop kan dan de stengel gemakkelijk geïnfecteerd worden. Later in het seizoen, wanneer het gewas voller begint te worden en de weersgesteldheid ook gunstiger wordt voor de ontwikkeling van Phytophthora, zal vooral bladaantasting gaan overheersen. Bij nauwkeurig waarnemen echter zal men ook dan nog wel primair-zieke stengels kunnen aantreffen. Inderdaad is deze stengelaantasting ook later in het seizoen herhaaldelijk geconstateerd.

De hierboven gegeven hypothese voor het ontstaan van primair-zieke stengels kon experimenteel bewezen worden. Bladeren en oksels van aardappelplanten werden geïnoculeerd met ongeveer gelijke, kleine druppeltjes van een zwermsporensuspensie van Phytophthora. Na de inoculatie werden de planten gedurende verschillende tijden bij een hoge luchtvochtigheid gehouden, terwijl de luchtvochtigheid daarna werd teruggebracht tot 50% om de druppels te laten verdampen. Verwacht kon worden, dat dit op de bladeren sneller gebeurde dan in de oksels. Nadat de planten 36 uur bij een luchtvochtigheid van 50% hadden gestaan, werden ze weer overgebracht naar een omgeving met hoge luchtvochtigheid om de symptomen duidelijk naar voren te laten komen. Elk object bestond uit twee planten van het ras Eersteling. In tabel 12 zijn de resultaten samengevat.

De gegevens van deze tabel bewijzen, dat bij snelle verdamping van de druppeltjes naar verhouding meer okselinoculaties aanslaan dan bij langzame verdamping. Dit is in overeenstemming met de zojuist gegeven veronderstelling.

Voor de instandhouding van een haard is deze stengelaantasting van belang. In een periode van droog, warm weer blijft de schimmel in stengels gemakke-

TABEL 12. Invloed van de tijdsduur bij hoge luchtvochtigheid op de infectiekans voor bladeren en bladoksels na inoculatie met kleine druppels van een zwermsporensuspensie

Table 12. Influence of time with high humidity on the chance of infection for leaves and axils after inoculation with small droplets of a swarmspore suspension

Tijd bij 95–100% rel. luchtv. *Time at 95–100% R.H.*	Aantal inoculaties *Number of inoculations*		Percentage infecties *Percentage of infections*		Verhouding $\frac{B}{A}$
	Blad *Leaf*	Oksel *Axil*	Blad *Leaf* A	Oksel *Axil* B	*Ratio* $\frac{B}{A}$
4 uur *(hr)*	98	23	60	91	1.5
2 uur *(hr)*	98	27	7	74	11
1 uur *(hr)*	107	28	3	29	10
½ uur *(hr)*	90	32	1	28	28

lijker in leven dan in bladeren, omdat deze laatste spoedig verdorren en afvallen, terwijl gedeeltelijk zieke stengels langer groen blijven.

B. De betekenis van de vatbaarheid van het ras

De snelheid waarmee Phytophthora zich in een aardappelveld verspreidt, zal afhankelijk zijn van de vatbaarheid van het ras. Dit werd met enkele proeven aangetoond.

In 1955 werden te Wageningen in het veld op vier verschillende plaatsen vijf blaadjes van de rassen Eersteling, Eigenheimer en Noordeling geïnoculeerd met zwermsporen van Phytophthora op een tijdstip, dat de ziekte van nature nog niet voorkwam. Na 12 dagen waren vanuit deze infectiebronnen gemiddeld resp. 180, 30 en 1 blaadje(s) geïnfecteerd. Hieruit blijkt, dat het verschil in vatbaarheid tussen de rassen veel groter is, dan de vatbaarheidscijfers in de Beschrijvende Rassenlijst, die met 3, resp. 5 en 7,5 worden aangegeven, zouden doen vermoeden. Voor enkele rassen werd daarom de mate van vatbaarheid op een andere wijze uitgewerkt.

Men kan het ziekteproces in drie phasen onderscheiden: het binnendringen, de uitbreiding en de sporulatie. De vatbaarheid nu zal vooral door de volgende drie componenten bepaald worden:

1. De infectiekans, d.i. de kans, dat een spore het blad binnendringt.
2. De uitbreidingssnelheid van het mycelium in het plantenweefsel.
3. De snelheid waarmee sporangiën gevormd worden en de hoeveelheid gevormde sporangiën per oppervlakte-eenheid.

Een belangrijke factor is ook de snelheid, waarmee aangetaste cellen necrotisch worden, maar dit is buiten beschouwing gelaten, omdat de gewone cultuurrassen hierin waarschijnlijk weinig onderling zullen verschillen. Bovendien wordt dit ten dele reeds in de tweede component uitgedrukt.

Op de volgende wijze kan men deze drie componenten voor verschillende rassen bepalen en met elkaar vergelijken:

1. Infectiekans. Blaadjes worden met eenzelfde hoeveelheid van een zeer verdunde zwermsporensuspensie geïnoculeerd. Na ongeveer drie dagen bij een hoge luchtvochtigheid en 20°C kan men uit het aantal vlekjes de relatieve infectiekans bepalen.

2. Uitbreidingssnelheid. Blaadjes worden aan de top met een druppeltje van een zwermsporensuspensie geïnoculeerd, waarbij het druppeltje niet over het blad mag uitvloeien. Na zes dagen bij een hoge luchtvochtigheid en 20°C wordt de uitbreiding van het verkleurde deel in de richting van de bladbasis gemeten.

3. Sporulatie. Blaadjes worden met een geconcentreerde zwermsporensuspensie geïnoculeerd, waarbij de concentratie zo hoog moet zijn, dat een gelijkmatige infectie van het gehele blad wordt verkregen. De blaadjes worden geplaatst bij hoge luchtvochtigheid en 20°C. Na vijf dagen en opnieuw twee dagen later (dus na zeven dagen) worden ze afgespoeld in een bepaalde hoeveelheid water. Hieruit kan het aantal sporangiën per blad bepaald worden. Wanneer men van elk ras bladeren van ongeveer dezelfde grootte neemt, mogen deze getallen met elkaar vergeleken worden. Telt men de waarden, gevonden na vijf resp. zeven dagen, bij elkaar op, dan krijgt men een relatieve maat voor de sterkte van de sporulatie en ook voor de snelheid, waarmee sporangiën gevormd worden.

Op de hier beschreven wijze zijn deze drie vatbaarheidscomponenten bij vier rassen bepaald. De proef is twee maal uitgevoerd met tien blaadjes van elk ras. Het ras Eersteling is hierbij als standaardras gebruikt en elke component is bij dit ras op 10 gesteld. De uitkomsten van beide proeven liepen weinig uiteen, zodat in tabel 13 de gemiddelden zijn weergegeven. Uit deze drie componenten is de vatbaarheid berekend.

TABEL 13. De vatbaarheid van vier verschillende aardappelrassen
Table 13. The susceptibility of four different potato varieties

Ras *Variety*	Infectiekans *Chance of infection*	Uitbreidingssnelheid *Rate of extension*	Sporulatie *Sporulation*	Vatbaarheid volgens deze 3 componenten *Susceptibility acc. to these 3 components*	Vatbaarheid direct bepaald *Susceptibility determined directly*	Vatbaarheid volgens Rassenlijst[1] *Susceptibility acc. to the List of Varieties*[1]
Eersteling	10	10	10	1000	1000	3
Eigenheimer	4	6	10	240	232	5
Voran	2	6	2	24	55	7
Noordeling	2	5	1–2	15	17	7,5

[1] Laag cijfer: zeer vatbaar. *Low number: very susceptible.*

De geringere vatbaarheid van Eigenheimer berust vooral op een kleine infectiekans; bij Voran en Noordeling zowel op een kleine infectiekans als op een geringere sporulatie. Bij deze vier rassen varieert de uitbreidingssnelheid minder sterk dan de infectiekans en de sporulatie.

De vatbaarheid kan ook direct vastgesteld worden en wel op de volgende wijze. Afgeplukte blaadjes van verschillende rassen worden met een gelijke hoeveelheid van een zeer verdunde zwermsporensuspensie geïnoculeerd. Na vijf dagen en opnieuw twee dagen later telt men de sporangiën. Daarbij moet er voor gezorgd worden, dat de vlekken niet of nauwelijks in elkaar overlopen, zodat alle drie componenten hun invloed kunnen uitoefenen op het aantal gevormde sporangiën.

Ook deze proef werd tweemaal met tien blaadjes van elk ras uitgevoerd. In

tabel 13 zijn deze vatbaarheidscijfers geplaatst naast de cijfers, die uit de drie componenten afzonderlijk berekend zijn. Deze cijfers stemmen goed overeen, alleen het ras Voran wijkt iets af. In de laatste kolom staan ter vergelijking de gegevens uit de Rassenlijst 1955.

In een reeds vroeger vermelde proef (pag. 127) werd beschreven, hoe snel Phytophthora zich in het veld vanuit enkele geïnfecteerde blaadjes verspreidt. Deze verspreidingssnelheid werd bepaald voor de rassen Eersteling, Eigenheimer en Noordeling, door een aantal dagen na de kunstmatige infectie het aantal ziek geworden blaadjes te tellen. De verspreidingssnelheid geeft in feite de mate van vatbaarheid aan. Men kan zich de vraag stellen of de *in de kas* op afgesneden blaadjes bepaalde vatbaarheid (tabel 13) overeenkomt met de op de hierboven genoemde wijze bepaalde mate van vatbaarheid *in het veld* (tabel 14).

TABEL 14. Vergelijking tussen verspreidingssnelheid in het veld en vatbaarheid volgens bepaling in de kas

Table 14. Comparison between velocity of spread in the field and susceptibility according to greenhouse determination

Ras *Variety*	Gemiddeld aantal zieke blaadjes (in het veld) *Mean number of diseased leaves (in the field)*	Vatbaarheid bepaald in de kas *Susceptibility determined in greenhouse*	Idem Eersteling = 180
Eersteling	180	1000	180
Eigenheimer	30	240	43
Noordeling	1	15	3

Uit tabel 14 blijkt, dat de vatbaarheid volgens bepaling in de kas voor de rassen Eigenheimer en Noordeling iets groter is, dan men volgens de veldbepaling zou verwachten. Hiervoor zijn twee oorzaken aan te wijzen.

1. Bij het ras Eersteling kwamen zeer waarschijnlijk enkele zieke blaadjes van de tweede generatie voor, zodat het getal 180 in de eerste kolom iets te hoog is.
2. In de kas zijn de vatbaarheidscijfers onder ideale omstandigheden voor de schimmel verkregen. Hoewel de relatieve luchtvochtigheid in het gewas tijdens de proef vrij hoog was, kon men daar niet van optimale omstandigheden spreken. In een voor de schimmel minder gunstige omgeving zullen de verschillen in vatbaarheid tussen de rassen toenemen.

Na drie generaties van de schimmel zou theoretisch de verhouding van het aantal zieke blaadjes bij de drie genoemde rassen zijn: $(180)^3 : (30^3 : (1)^3$. Hoewel vooral bij vatbare rassen het aantal nieuw-geïnfecteerde blaadjes met toenemend aantal generaties op den duur terug zal lopen, blijkt hier toch wel uit, dat het verschil tussen de grootte van een haard in een zeer vatbaar ras en in een iets minder vatbaar ras steeds groter wordt. Voor het ontstaan van een epidemie zijn eigenlijk alleen maar de vatbare rassen belangrijk. Een haard in een matig vatbaar ras wordt echter dan belangrijk, zodra enkele sporangiën overwaaien naar een veld met een vatbaar ras, waardoor een veel gevaarlijker infectiebron

ontstaat. Dit was waarschijnlijk het geval met de haard, die in figuur 14 is afgebeeld. Hetzelfde bleek ook op de proefboerderij „De Kandelaar" te Marknesse, waar een veldje met het ras Eigenheimer, waarin zich enkele secundair-zieke planten bevonden, na verloop van tijd minder aangetast was dan het aangrenzende veld met het ras Bintje, waarin de ziekte aanvankelijk niet voorkwam.

C. De betekenis van het percentage land met aardappelen

In De Streek worden op bijna alle akkers aardappelen verbouwd, zodat een haard zich ongehinderd kan uitbreiden (fig. 13). In een gebied waarin naar verhouding veel minder aardappelen geteeld worden, komen veel sporangiën op land terecht, waar geen aardappelen staan. De opbouw van de populatie zal daar langzamer verlopen dan in De Streek. Bovendien moet op het zieke veld een zodanige hoeveelheid sporangiën ontstaan, dat de schimmel een niet direct aan het perceel grenzend veld kan bereiken. Figuur 15 illustreert duidelijk, dat hierdoor op korte afstanden grote verschillen in aantasting voor kunnen komen.

De kans dat een aardappelveld geïnfecteerd wordt, is afgezien van de weersomstandigheden afhankelijk van de afstand tot de infectiebron, van het aantal sporangiën en van de grootte van het te infecteren veld. Ook het aantal sporangiën, dat de infectiebron verlaat, is weer afhankelijk van de grootte van het veld, waarin de infectiebron voorkomt.

Uit onderzoekingen van GREGORY (1945), BONDE & SCHULTZ (1943) en eigen waarnemingen blijkt, dat de kans op infectie sterk afneemt bij toenemende afstand. Zeer globaal kan gezegd worden, dat de besmettingsgraad omgekeerd evenredig is met het kwadraat van de afstand tot de sporenbron (WAGGONER 1952). Ook uit figuur 13 is een dergelijk verband af te leiden. WAGGONER berekende, dat de kans, dat een haard van 6,5 m^2 één bepaald blad op 10 m afstand infecteert tijdens een gunstige periode van enkele dagen, 1 op 1000 is. Voor een afstand van 1,6 km is deze kans 1 op 10^7.

Uit deze beschouwing volgt, dat een infectiebron zo klein kan zijn of de afstand tot een naburig veld zo groot, dat geen infectie tot stand komt. Dit is waarschijnlijk dikwijls het geval met infectiebronnen op afvalhopen e.d.

D. De afstand die sporangiën kunnen afleggen

De sporangiën van Phytophthora infestans hebben ongeveer dezelfde grootte als de uredosporen van *Puccinia graminis*. Evenals deze uredosporen, waarvan bekend is, dat ze grote afstanden kunnen afleggen, zullen ook de sporangiën van Phytophthora ver door de wind kunnen worden meegevoerd. In tegenstelling met de uredosporen verliezen deze sporangiën evenwel in droge lucht zeer spoedig hun kiemvermogen. Zo wordt door CROSIER (1934) opgegeven, dat bij een relatieve luchtvochtigheid van 80% en een temperatuur van 20°C na 2 uur nog slechts 20% van de sporangiën kiemkrachtig is. Volgens THOMAS (1947) kiemt van de sporangiën, die 3 uur bij een relatieve luchtvochtigheid van 75% en een temperatuur van 24°C gehouden worden, nog 30%. De afstand die sporangiën levend afleggen, zal dus in het algemeen beperkt zijn. Uit de gegevens van CROSIER (1934) is af te leiden, dat sporangiën bij een relatieve luchtvochtigheid van 80% en een windsnelheid van 5 m per sec. nog een vrij grote afstand kunnen afleggen, zonder dat alle sporangiën hun kiemvermogen verliezen.

In de literatuur zijn weinig nauwkeurige gegevens over deze afstand te vinden. GODFREY (1941) vond een aardappelveld, dat naar hij veronderstelde, zeer waarschijnlijk geïnfecteerd was door een ander veld, dat 24 km bovenwinds lag. Omtrent het voorkomen van primaire haarden in dit veld en eventuele afvalhopen in de omgeving deelt hij niets mee. BONDE & SCHULTZ (1943) constateerden, dat een aardappelveld geïnfecteerd was door een afvalhoop, die 200 m hiervan verwijderd lag. HARRISON (1947) trof Phytophthora aan op geïsoleerd gelegen kweekbedden van tomaat, terwijl de eerste aardappelen pas op 48–64 km voorkwamen. Hij is van mening, dat sporangiën deze afstand met luchtstromen hebben kunnen afleggen. BOYD (1935) vond echter, dat Phytophthora in tomatenzaad kan overwinteren. De waarnemingen van HARRISON zijn daarom niet overtuigend. THOMAS (1947) heeft op 4,8 km van de sporenbron nog levende sporangiën opgevangen. HÄNNI (1949) nam waar, dat een veld geïnfecteerd werd, terwijl eerst op 1 km afstand infectiebronnen aanwezig waren. HYRE (1950) vond op verticaal opgehangen voorwerpglaasjes, die bedekt waren met vaseline, op 14 km afstand van een sporenbron nog sporangiën van Phytophthora infestans. Hij deelt echter niet mee of deze sporangiën nog konden kiemen. SCHRÖDTER (1954) komt langs theoretische weg tot afstanden van 20–100 km bij een windsnelheid van 5 m per sec.

Op verschillende manieren kan men proberen iets te weten te komen omtrent deze afstand. Men kan de sporangiën op voorwerpglaasjes opvangen; men kan zich van ingewikkelder apparatuur bedienen of aardappelplanten zelf als vangapparaat gebruiken. Aan deze methodes zijn vooral twee bezwaren verbonden.

1. Men heeft bijna nooit zekerheid, dat er niet meer dan één infectiebron aanwezig is. Vooral op grote afstanden is dit moeilijk na te gaan.
2. De kans dat men sporangiën vangt, is zeer gering (WAGGONER 1952). Deze kans is recht evenredig met de hoeveelheid sporangiën, die de sporenbron verlaten en de grootte van het oppervlak van het vangapparaat.

Bij het opzetten van een proef is het daarom gewenst, dat de infectiebron een groot gebied beslaat en het vangapparaat van behoorlijke afmeting is. In de volgende proef werd dit bereikt door de aardappelen, die op het eiland Rottumeroog werden verbouwd, als vangplanten en de provincie Groningen als infectiebron te kiezen. De kortste afstand van de kust tot Rottumeroog bedraagt 11 km.

Op dit eiland werden in 1954 gepoot: aardappelen van het ras Eersteling (1 are), Eigenheimer (10 are) en Libertas (10 are). De poters werden één voor één nauwkeurig door mij nagekeken, zodat aangenomen mag worden, dat geen zieke knollen werden gepoot. Op het eiland werden dat jaar geen andere aardappelen geteeld dan de bovengenoemde. Opslag komt op het eiland niet voor, omdat de tuin 's winters onder water staat.

Op 25 juli 1954 werden alle planten nauwkeurig bekeken, maar zieke planten werden niet gevonden. Op die datum kwamen elders in Nederland al grote haarden voor. De aardappelziekte trad toen echter in Groningen nog niet algemeen op. Op 17 augustus 1954 waren in Groningen de meeste aardappelpercelen aangetast, ook op Rottumeroog werden op die datum zieke planten geconstateerd. Deze planten waren duidelijk primair-ziek. Gezien de zeer zorgvuldige controle van poters en gewas moet men dus aannemen, dat sporangiën van Phytophthora van het vasteland naar het eiland zijn gewaaid.

Uit deze proef blijkt, dat sporangiën van Phytophthora infestans minstens 11 km kunnen afleggen zonder hun kiemvermogen te verliezen.

E. Enige gegevens over macro- en microklimaat

Het macroklimaat

Het ziekteproces is sterk afhankelijk van de luchtvochtigheid en de temperatuur. Een relatieve luchtvochtigheid van 100% en een temperatuur van + 20°C zijn het meest gunstig. Voor de verspreiding van de sporangiën is de windkracht ook van belang.

Veel onderzoek is verricht om een verband te leggen tussen het macroklimaat en het optreden van de aardappelziekte; men is daarin ook tamelijk goed geslaagd (Van Everdingen 1926, Beaumont 1948, Post & Richel 1951, Bourke 1953, Uhlig 1955 e.a.). Daar echter het ziekteproces zich voornamelijk in het gewas afspeelt, zijn de luchtvochtigheid en temperatuur in het gewas (het microklimaat) doorslaggevend.

Het microklimaat

Over het microklimaat bestaan weinig gegevens. Roussakow (1925) en Hyre (1955) vonden, dat de luchtvochtigheid in een graangewas resp. bonengewas hoger was dan er boven. Thomas (1946) deed gedurende negen dagen metingen in en boven een aardappelgewas met een droge- en natte bolthermometer. Uit zijn gegevens kon berekend worden, dat op de waarnemingsdagen de relatieve luchtvochtigheid in het gewas om 12 uur gemiddeld 19% + 2,5 hoger was dan er boven. Wallin & Waggoner (1950) en Wallin & Shaw (1953) vonden echter kleinere verschillen van 3, resp. 4 en 5%. Johannes (1953) heeft in verschillende aardappelrassen nauwkeurige metingen verricht. De verschillen tussen de luchtvochtigheid in het gewas en er boven zijn volgens hem aanzienlijk en bovendien afhankelijk van het aardappelras.

Aangezien weinig bekend is over het microklimaat in een aardappelgewas, werden hierover enige waarnemingen gedaan.

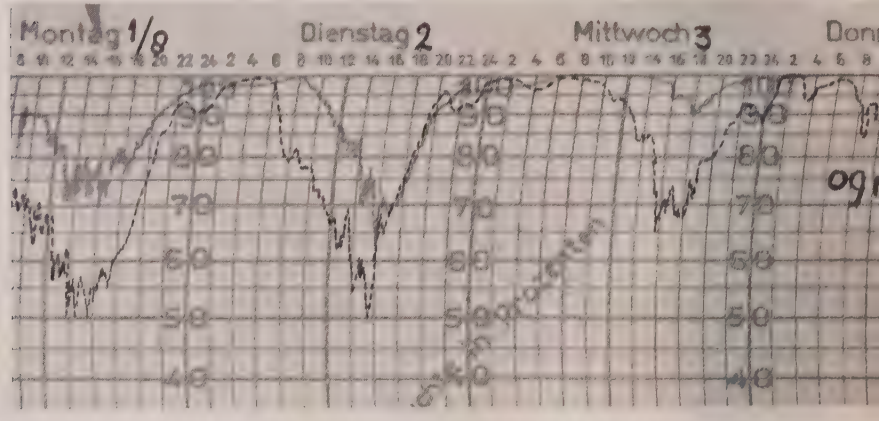


Fig 16. Strook van hygrograaf, geplaatst in aardappelgewas van 1–7 augustus 1955
---- overgenomen van hygrograaf op 2,20 m hoogte
Diagram of hygrograph placed in potato crop from August 1–7 1955
---- copied from hygrograph at 2.20 m

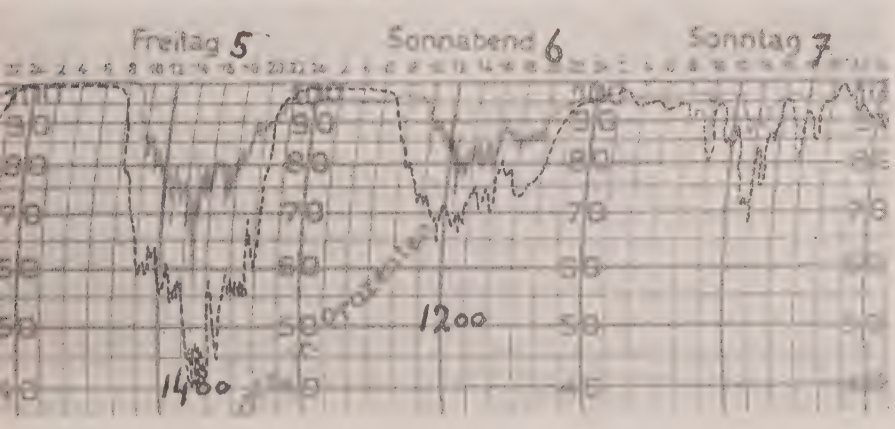
Met een geventileerde psychrometer werd de luchtvochtigheid in een aardappelgewas en op 1,70 m hoogte gemeten. De relatieve luchtvochtigheid was in het gewas omstreeks 14.00 uur gemiddeld 17 % ± 2 hoger dan op 1,70 m hoogte. De dagen waarop de relatieve luchtvochtigheid op 1,70 m groter was dan 90 %, werden niet meegerekend. De temperatuurverschillen waren betrekkelijk gering.

Een jaar later werden metingen in het gewas en op 2,20 m hoogte verricht met twee nauwkeurige hygrografen. In figuur 16 is het verloop van de relatieve luchtvochtigheid van 1–7 augustus aangegeven; de bovenste lijn geeft de relatieve luchtvochtigheid weer in een gewas Eersteling op laaggelegen vochthoudende zandgrond. Door het optreden van de aardappelziekte was het gewas al iets open geworden. Het toestel dat in het gewas stond, bleek na afloop geen correcties nodig te hebben. De gegevens van het andere toestel werden met correcties overgebracht op de strook van het eerste toestel. Overdag kwamen verschillen van meer dan 20 % voor tussen de relatieve luchtvochtigheid in het gewas en daarboven.

Van 9–26 augustus werden met deze instrumenten waarnemingen gedaan in een aardappelveld van het ras Eigenheimer op stugge kleigrond en op 2,20 m hoogte boven dit veld. Het was in die periode droog, zonnig en winderig weer. De grond was gescheurd door de droogte. Figuur 17, blz. 134, laat zien, dat het verschil tussen de relatieve luchtvochtigheid in het gewas en er boven betrekkelijk gering was.

In een weelderig gewas op natte grond zal bij weinig wind de relatieve luchtvochtigheid veel hoger zijn dan op 2,20 m hoogte. Hoe minder het gewas ontwikkeld is, hoe droger de grond is en hoe groter de windsnelheid is, des te minder zal de relatieve luchtvochtigheid in het gewas afwijken van de relatieve luchtvochtigheid boven het gewas.

Uit deze waarnemingen blijkt, dat de schimmel zich nog kan verspreiden of zich in stand kan houden bij een weersgesteldheid, waarbij dit niet verwacht zou worden, wanneer men afgaat op waarnemingen, die op 2,20 m hoogte zijn



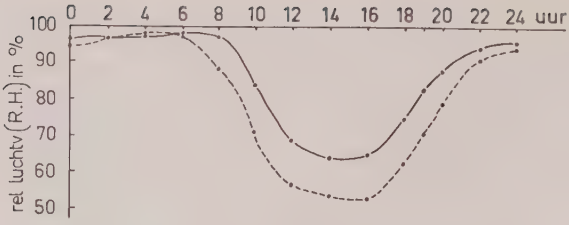


FIG. 17
2-uur gemiddelden van rel. luchtvochtigheid in en boven aardappelgewas van 9 26 augustus 1955 (droge, winderige periode)
2-hour means of rel. humidity in and over potato crop from August 9–26, 1955 (dry windy period)
—— 10 cm boven de grond *10 cm above soil level*
------ 2 m boven de grond *2 m above soil level*

gedaan. In het beginstadium van een primaire haard is het gewas doorgaans nog tamelijk open, waardoor het microklimaat minder sterk afwijkt van het macroklimaat dan later in het seizoen. In de volgende paragrafen zal de betekenis van het macro- en microklimaat voor het ontstaan van een epidemie nog nader besproken worden.

4. HET ONTSTAAN VAN EEN EPIDEMIE

In het voorgaande is gesproken over het aantal primaire haarden en de uitbreidingssnelheid hiervan. Uit een combinatie van deze twee factoren nu kan het epidemisch optreden van Phytophthora volkomen verklaard worden.

In De Streek werd in 1953 de uitbreiding van een haard nagegaan (fig. 12 en 13), waarbij het volgende werd geconstateerd:
Op 4 juni, na drie gunstige perioden[1]), 40 m^2 zichtbaar besmet.
Op 23 juni, na vier gunstige perioden, ± 10 ha zichtbaar besmet.
Eind juni, na vijf gunstige perioden, alle aardappelpercelen in De Streek aangetast.

Uit de zeer snelle toename van het besmette oppervlak vóór 23 juni volgt, dat aangenomen mag worden, dat de vijfde gunstige periode minstens 1 km^2 heeft kunnen infecteren. Aangezien in het voorgaande eveneens is gebleken, dat het aantal haarden ten minste één per km^2 bedraagt, kan dus het algemeen optreden in De Streek omstreeks eind Juni zonder meer verklaard worden.

Hoewel de gegevens over 1952 en 1954 niet zo volledig zijn als over 1953, vertoonde het verloop van de ziekte eenzelfde beeld. Eind mei resp. begin juni kwamen de eerste haarden voor, terwijl eind juni, resp. midden juli de ziekte algemeen optrad. In deze jaren bedroeg het aantal gunstige perioden tussen deze data vijf resp. zes; in 1953 was dit aantal vijf. Men mag hieruit de conclusie trekken, dat ook in de jaren 1952 en 1954 het epidemisch optreden van Phytophthora verklaard kan worden uit het aantal primaire haarden en de uitbreidingssnelheid van deze haarden.

Aangezien men in De Streek te maken heeft met een gebied, waar bijna uitsluitend het zeer vatbare ras Eersteling verbouwd wordt, kan men zich afvragen of de bovenstaande verklaring ook geldt voor andere delen van Nederland, waar de oppervlakte met aardappelen veel geringer is en dikwijls minder vatbare rassen worden verbouwd.

Buiten De Streek is slechts één geval nauwkeurig onderzocht en wel in 1954 de reeds besproken primaire haard in het ras Wilpo te Aarle-Rixtel (N.B.). Hierbij werd het volgende waargenomen (fig. 14 en 15):

[1]) De ene gunstige periode is niet altijd gelijkwaardig met de andere gunstige periode

Op 30 juni, na drie gunstige perioden, ongeveer 40 are zichtbaar besmet.
Op 21 juli, na vijf gunstige perioden, ongeveer 8 km² zichtbaar besmet.
Op 1 augustus, na zes gunstige perioden, de meeste percelen in Noord-Brabant besmet.

Uit tabel 11 blijkt, dat men in Noord-Brabant één haard per 70 km² kan verwachten. Ondanks deze geringe haarddichtheid kan ook hier dus de conclusie luiden, dat uit het aantal primaire haarden en de uitbreidingssnelheid het algemeen optreden na een aantal gunstige perioden verklaard kan worden. Deze snelle uitbreiding is waarschijnlijk mede te wijten aan de klimatologische omstandigheden, die in dit deel van het land aanmerkelijk afwijken van die in De Streek.

Vermoedelijk zal hetzelfde ook gelden voor andere gebieden van Nederland, behalve voor de provincie Utrecht, waar het aantal haarden per oppervlakte uiterst gering is. Hier zal de ziekte pas laat algemeen optreden, tenzij besmetting van buitenaf plaats heeft.

5. BESPREKING

In de vorige paragrafen is gebleken, dat het ontstaan van een epidemie afhankelijk is van de volgende factoren:
1. het aantal primaire haarden
2. het percentage land met aardappelen
3. de vatbaarheid van het ras
4. het macro- en microklimaat.

Wanneer men het optreden van de aardappelziekte in een bepaald gebied bestudeert, dan blijven de factoren 2 en 3 van jaar tot jaar ongeveer gelijk en zij kunnen dus buiten beschouwing gelaten worden. Men behoeft dan alleen rekening te houden met het aantal primaire haarden en het klimaat. Tot nog toe heeft men bij de beschouwingen over de epidemiologie alleen het klimaat in aanmerking genomen, vooral het macroklimaat, zonder te letten op het aantal infectiebronnen (primaire haarden) en zonder voldoende het belang van het microklimaat te belichten.

Het aantal primaire haarden zal van jaar tot jaar variëren. Nauwkeurige gegevens hierover zijn niet bekend, maar in ieder geval kan men zeggen, dat dit aantal mede bepaalt, wanneer Phytophthora algemeen zal vóórkomen.

Wat het klimaat betreft moet het volgende opgemerkt worden. Voor het tot stand komen van een nieuwe infectie zullen de klimaatsomstandigheden *in* het gewas zodanig moeten zijn, dat de schimmel in staat is sporangiëndragers en sporangiën te vormen. In het microklimaat zullen steeds ongeveer dezelfde omstandigheden (gunstige perioden) terug moeten komen om hiertoe aanleiding te geven. Zou men deze gunstige perioden in het gewas kennen, dan zou hiermede het gehele verloop van een epidemie te bepalen zijn.

Aangezien het doen van waarnemingen in het gewas ter bepaling van de gunstige perioden vele bezwaren met zich meebrengt ,maakt men voor het vaststellen van deze perioden in ons land gebruik van de waarnemingen van de synoptische stations op 2,20 m hoogte. Men kan de vraag stellen, hoe het verband is tussen dit macroklimaat en het microklimaat. Is het verschil tussen beide ongeveer constant, dan zullen bepaalde weersomstandigheden correleren met het optreden van Phytophthora en men kan dus van de gegevens van het macro-

klimaat gebruik maken voor het aangeven van gunstige perioden; is het verschil niet constant dan zullen de volgens het macroklimaat verwachte gunstige perioden niet altijd overeenstemmen met de werkelijk gunstige perioden *in* het gewas.

Het eerste geval doet zich voor, wanneer het aardappelgewas zich gesloten heeft. Inderdaad hebben talrijke onderzoekers een verband gevonden tussen bepaalde weersomstandigheden op enige hoogte boven de grond en het optreden van Phytophthora in het gewas. Het tweede geval treedt op tijdens de periode van het bovenkomen tot het gesloten zijn van het gewas. Aanvankelijk is het verschil tussen micro- en macroklimaat zeer gering; met de ontwikkeling van het gewas neemt dit verschil toe. Men kan dus aannemen, dat in de eerste groeiperiode de verwachte gunstige perioden niet altijd een nieuwe infectie tot gevolg zullen hebben, zodat de correlatie tussen het weer en Phytophthora minder goed zal zijn.

Deze correlatie zal bovendien nog om een andere reden verstoord worden, want in deze periode wordt het al of niet algemeen optreden van de ziekte mede bepaald door het aantal primaire haarden.

Wanneer men het ontstaan en verloop van een epidemie in verschillende gebieden met elkaar vergelijkt, moet men met alle vier in het begin van deze paragraaf genoemde factoren rekening houden. Een minder goede correlatie tussen gunstige perioden en het optreden van Phytophthora zou dus verwacht kunnen worden.

Als voorbeeld zijn twee gebieden gekozen met een ongeveer gelijke totale oppervlakte en met een gelijke oppervlakte met aardappelen, nl. het gehele zeekleigebied behalve het Oldambt (streek I) en de provincies Drenthe, Overijssel en Gelderland met uitzondering van het rivierkleigebied (streek II).

Op dezelfde wijze zoals gedaan is op pag. 122, zijn schattingen gemaakt van het aantal primaire haarden. In streek I kan men $\pm$ 6 maal zoveel haarden verwachten als in streek II. Bovendien is in het eerstgenoemde gebied het percentage zeer vatbare rassen (Eersteling en Bintje) 15 maal zo hoog als in het laatstgenoemde gebied. In streek I zal dus, afgezien van de weersomstandigheden, de ziekte eerder algemeen optreden dan in streek II. Wanneer echter uitsluitend gelet wordt op het macroklimaat, komt men óók tot deze conclusie, omdat de luchtvochtigheid op 2,20 m hoogte in het westen in de zomermaanden gemiddeld hoger is dan in het oosten. Het is evenwel niet zeker, dat het verschil tussen microklimaat en macroklimaat in het westen van Nederland hetzelfde is als in het oosten. In samenwerking met Dr. J. J. Post werd dit in 1954 en 1955 bestudeerd. Uit dit onderzoek is gebleken, dat in Drenthe en Gelderland de relatieve luchtvochtigheid *in* het gewas gemiddeld minstens even hoog was als in Noord-Holland, hoewel op 2,20 m hoogte de relatieve luchtvochtigheid in Noord-Holland gemiddeld hoger was. De windsnelheid evenwel is in het westen veel groter dan in het oosten, zodat aangenomen moet worden, dat het microklimaat in het zeekleigebied meer door de wind verstoord wordt dan in de oostelijke provincies. Hieruit volgt, dat het verschil in optreden van de aardappelziekte tussen deze beide delen van Nederland niet geweten mag worden aan een hogere luchtvochtigheid op 2,20 m hoogte in de kustprovincies. De oorzaak moet eerder gezocht worden in het grote aantal ha zeer vatbare rassen, dat op zeeklei verbouwd wordt.

Dit voorbeeld toont aan, dat men zeer voorzichtig moet zijn bij de interpretatie van gegevens, die men uit waarnemingen van het macroklimaat verkrijgt. Steeds zal men voor ogen moeten houden, dat andere factoren, zoals het aantal primaire haarden en de vatbaarheid van de rassen, wel eens in grotere mate bepalend kunnen zijn voor het verloop van een epidemie.

Volgens sommige onderzoekers mag men bij het bestuderen van de epidemiologie ook de ouderdom van de planten niet verwaarlozen (Vowinckel 1926, De Bruyn 1928, Bolle 1952, Grümmer 1954, e.a.). Hoewel niet ontkend wordt, dat een oud blad soms vatbaarder is dan een jong blad, is de invloed hiervan op het ontstaan van een epidemie veel kleiner dan die van de hierboven genoemde factoren.

HOOFDSTUK III

ENIGE NIEUWE ASPECTEN BETREFFENDE DE BESTRIJDING

1. PHYTOSANITAIRE MAATREGELEN

In Nederland wordt de aardappelziekte in de praktijk uitsluitend bestreden met chemische middelen. Sinds enige jaren adviseert men in Amerika en Engeland de aardappeltelers opslag van zieke knollen te vernietigen. Ook voor Nederland is dit advies belangrijk, zoals in dit onderzoek is aangetoond. Daarom zal hier nagegaan worden, welke maatregelen aardappeltelers kunnen nemen.

A. Het poten van gezonde knollen

In ons land wordt aan pootaardappelen veel zorg besteed. Toch zal men zich meer moeite moeten geven om het poten van Phytophthora-zieke knollen te voorkomen. De Bary (1861) wees er reeds op, dat men eigenlijk alleen pootaardappelen dient te gebruiken afkomstig van die velden, waar de aardappelziekte niet in het loof voorkomt. Deze maatregel is weliswaar niet toe te passen, maar toch is het van het grootste belang reeds tijdens het groeiseizoen aan pootaardappelen bijzondere aandacht te schenken. De meeste knollen worden vóór, tijdens of kort na het rooien door de schimmel geïnfecteerd. Om deze infectie zoveel mogelijk te voorkomen, verdient het aanbeveling het loof – indien aangetast – vóór het rooien dood te spuiten. Doodspuiten van het loof gaat de knolaantasting meer tegen dan looftrekken (Van der Zaag, 1954). Daarna dient aan het sorteren veel zorg besteed te worden. Door de aanhangende grond wordt het vinden van zieke knollen bemoeilijkt; daarom is het aanbevelenswaardig pootaardappelen te wassen.

In de herfst wanneer de aardappelen gesorteerd worden, komen soms knollen voor, die licht aangetast zijn. Zulke knollen worden gemakkelijk over het hoofd gezien. Bij sommige licht aangetaste plekken is echter het mycelium niet dood. Tijdens de bewaring breiden deze plekken zich langzaam uit, zodat ze in het voorjaar beter herkend kunnen worden. Daarom is een controle ook in het voorjaar zeer belangrijk. Wanneer met de hand gepoot wordt, kan men dit tijdens het poten doen; wordt echter machinaal gepoot, dan zal men vóóraf het pootgoed na moeten kijken.

B. Het vernietigen van opslag van zieke weggeworpen knollen

In de literatuur wordt herhaaldelijk gewezen op het gevaar van zieke weggeworpen knollen (Bonde & Schultz 1943, Larson 1944, Steinbauer 1945, Samuel 1946, Marth & Schultz 1950, Wade 1955). Ook uit eigen waarnemingen is gebleken, dat opslag van zieke knollen reeds vroeg in het seizoen met Phytophthora geïnfecteerd kan zijn. Hierdoor kunnen aardappelvelden

besmet worden. Daarom zullen aardappeltelers er voor moeten zorgen, dat aangetaste, weggeworpen knollen geen spruiten vormen. Men kan dit bereiken door ze in een diepe kuil te werpen en daarna af te dekken met een dikke laag grond. Ook kan men ze behandelen met een chemisch middel, dat spruitvorming tegengaat. Reeds gevormd opslag moet zo spoedig mogelijk vernietigd worden.

Aangetaste knollen komen niet alleen voor op afvalhopen of ergens achter een boerderij, maar ook op plaatsen waar aardappelkuilen gelegen hebben of op aardappelland, waar men tijdens het poten zieke knollen heeft weggeworpen. Steeds zal men alle zieke knollen op één bepaalde plaats moeten storten.

C. Het vernietigen van primaire haarden

Sommige tuinders in De Streek hebben de gewoonte, wanneer zij in het voorjaar enkele zieke planten in hun veld zien, deze planten te verwijderen. De omgeving van deze plaatsen wordt daarna extra zwaar met een kopermiddel bespoten. Volgens Hirt (1952) wordt deze methode soms ook in Zwitserland toegepast. In De Streek wordt dit te weinig en te onnauwkeurig gedaan. Het tot staan brengen van de uitbreiding werd bijna nooit bereikt. Figuur 18 is daar een voorbeeld van. Hoewel de tuinder zieke planten had uitgetrokken en het veld enige malen had bespoten, was de haard toch nog groter geworden. Hieruit blijkt, dat, hoewel sommige tuinders juist handelen door zieke planten te verwijderen, ze dit in het algemeen niet voldoende nauwkeurig doen. Doorgaans worden alleen zwaar aangetaste planten uitgetrokken, terwijl in lichte mate aangetaste planten, die weinig opvallen, blijven staan. Bovendien heeft men de gewoonte de planten uit te trekken en ze ter plaatse te laten liggen, zodat bij gunstig weer de schimmel hierop nog enige dagen kan sporuleren.

Wanneer in een veld een haard van beperkte omvang ontdekt wordt, dient men één van de beide volgende methoden toe te passen.

a. *Alle* zieke planten en de gezonde, die er vlak bij staan, worden uitgetrokken, en op een hoop gelegd op de plaats, waar de planten verwijderd zijn. Deze hoop wordt afgedekt met een laag grond.

b. Met een snelwerkend chemisch middel worden alle planten, die in de haard en naaste omgeving voorkomen, doodgespoten.

Het voordeel van de eerste methode is, dat de zieke planten direct onschadelijk worden gemaakt, terwijl volgens de tweede methode de haard waarschijnlijk grondiger vernietigd wordt. In beide gevallen zal men daarna de plek regelmatig nauwkeurig moeten controleren op het voorkomen van zieke planten, omdat planten geïnfecteerd kunnen zijn, zonder dat de symptomen al zichtbaar zijn.

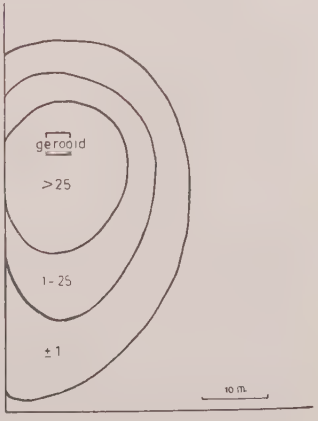


Fig. 18
De uitbreiding van een niet volledig uitgeroeide haard in De Streek uitgedrukt in percentage ziekte planten (Eersteling).

The extension of an incompletely destroyed focus in De Streek (Duke of York). Numbers indicate the percentage of diseased plants.

Het is bijna overbodig te zeggen, dat een dergelijk perceel in zijn geheel regelmatig moet worden bespoten met een middel tegen de aardappelziekte en dat de omgeving van de haard een extra zware dosis moet hebben.

Al deze maatregelen zullen echter dan alleen duidelijk effect sorteren, wanneer alle aardappeltelers hieraan meewerken. Men zal zich er van bewust moeten zijn, dat bij deze bestrijdingsmethoden van de aardappelziekte het eigen belang het meest gediend wordt, wanneer het algemeen belang voorop wordt gesteld.

2. HET DESINFECTEREN VAN POOTAARDAPPELEN

Het mycelium van Phytophthora infestans bevindt zich binnen in de knol. Een chemisch middel, dat alleen het knoloppervlak desinfecteert, zal daarom de parasiet niet vernietigen. Van verschillende chemische stoffen, zowel vloeibare als gasvormige, is nagegaan of ze een zieke knol kunnen binnendringen. Het lukte niet een stof te vinden, die het mycelium van de schimmel doodt zonder de knol te beschadigen.

JENSEN (1887) toonde aan, dat parasieten in plantendelen, die in een rusttoestand verkeren, te doden zijn door toepassing van hoge temperaturen. Hij geeft aan, dat het mycelium van Phytophthora infestans gedood wordt, als zieke knollen gedurende vier uur in een ruimte van 40 °C worden gehouden. PETHYBRIDGE (1912) vond, dat het mycelium in zieke doorgesneden knollen, die in een thermostaat bij 48,5–50 °C geplaatst waren, na 4 uur gedood was. Uit eigen waarnemingen is echter gebleken, dat volgens de „warme-lucht-methode" van JENSEN en PETHYBRIDGE de knol beschadigd werd, voordat het mycelium dood was. Daarom werden proeven genomen met warmwaterbehandeling, zoals dit ook wordt gedaan bij de bestrijding van stuifbrand in tarwe en gerst. Water heeft een veel grotere warmtecapaciteit dan lucht. Daardoor is de knol in warm water sneller op temperatuur dan in warme lucht.

Eerst werd nagegaan bij welke temperatuur en tijdsduur de schimmel gedood wordt. Van een zieke knol werden dunne schijfjes van 1 à 2 mm dikte gedurende een bepaalde tijd in water van een bepaalde temperatuur gelegd. De schijfjes waren zo dun, dat aangenomen mag worden, dat de temperatuur van de schijfjes vrijwel onmiddellijk gelijk was aan de temperatuur van het water. Na de behandeling werden de schijfjes oppervlakkig afgedroogd, in een vochtige doos gelegd en gedurende acht dagen bij $\pm$ 12 °C geplaatst, waarna met een binoculair nauwkeurig werd nagegaan of hierop sporangiën voorkwamen. Was dit niet het geval, dan werden ze nog twee dagen bij $\pm$ 20 °C gehouden en opnieuw op dezelfde wijze gecontroleerd. Tegelijkertijd werden ter controle schijfjes, afkomstig van dezelfde knollen, met koud water behandeld en uitgelegd. Steeds werden hierop binnen vijf dagen sporangiën aangetroffen.

De proef werd uitgevoerd met tien schijfjes per behandeling. Wanneer na tien dagen op geen der schijfjes sporangiën voorkwamen, werd de proef op dezelfde wijze herhaald. Wanneer opnieuw geen enkel sporangium gevonden kon worden, is aangenomen, dat de schimmel bij deze behandeling gedood wordt.

In figuur 19 zijn de resultaten van deze proef in een grafiek samengevat. De temperatuur is afgezet tegen de logarithme van de tijdsduur, waarbij de schimmel juist niet meer op de schijfjes sporuleerde. Het verband hiertussen is een rechte lijn. De afwijking van de punten t.o.v. de lijn liggen binnen de foutengrenzen.

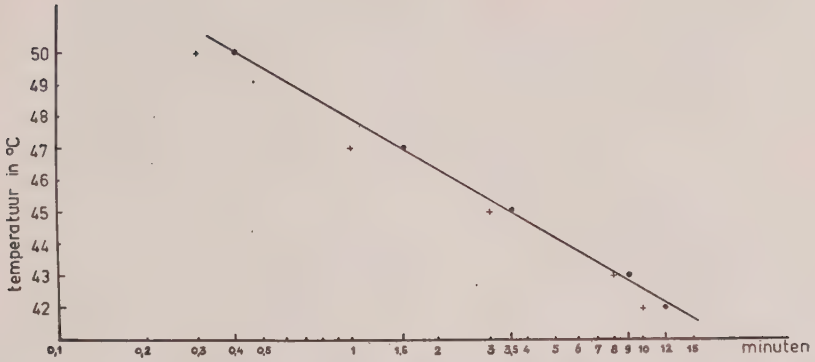


FIG. 19 Letale curve van Phytophthora infestans (in logarithmische schaal); bepaald aan dunne schijfjes gedompeld in water van verschillende temperatuur. + mycelium juist niet gedood, • mycelium dood

Lethal curve of Phytophthora infestans (in logarithmic scale) determined with thin slices immersed in water at different temperatures. + mycelium not yet killed, • mycelium killed

Volgens STILLE (1955) wordt het verband tussen de temperatuur en de logarithme van de tijdsduur, waarbij plantencellen juist doodgaan, weergegeven door een rechte lijn. Phytophthora infestans maakt hierop dus geen uitzondering.

Wanneer knollen aan een warmwaterbehandeling worden onderworpen, zal het enige tijd duren, voordat de temperatuur binnen in de knol gelijk is aan de temperatuur van het water. Deze tijd is afhankelijk van de grootte van de knol, van het geleidingsvermogen voor warmte en van het verschil in temperatuur tussen de knol en het omringende water.

Het temperatuurverloop in een knol werd op de volgende manier bepaald. Een thermometer werd zo in de knol gestoken, dat het voellichaam zich in het midden bevond. Door afdekking met paraffine werd voorkomen, dat water kon binnendringen. Het geheel werd in water van een bepaalde temperatuur gelegd, terwijl er voor gezorgd werd, dat de thermometer voor een groot deel boven het water uitstak, zodat de temperatuur bepaald kon worden.

Op deze wijze werd het temperatuurverloop van vijf knollen, waarvan de kleinste diameter 40–45 mm bedroeg, in water van 43 °C en 45 °C nagegaan (fig. 20). Wanneer de knollen met thermometers uit het warme water gehaald en bij normale kamertemperatuur gelegd werden, bleek, dat de temperatuurstijging in het inwendige van de knol tijdens het laatste traject van de warmwaterbehandeling groter was dan de temperatuurdaling onmiddellijk na de behandeling.

Uit de figuren 19 en 20, en uit hetgeen hiervoor is gezegd, kan men afleiden, welke behandeling op zieke knollen moet worden toegepast om de schimmel te doden. Een behandeling van 1 uur in water van 43 °C zal zeker dodelijk zijn en een behandeling van 30 min. in water van 45 °C zeer waarschijnlijk.

Alvorens uitgebreide proeven te nemen, werd eerst met een klein aantal zieke knollen nagegaan of de schimmel werkelijk door deze beide behandelingen werd gedood; wat inderdaad het geval bleek te zijn. Een behandeling van 30 min. in

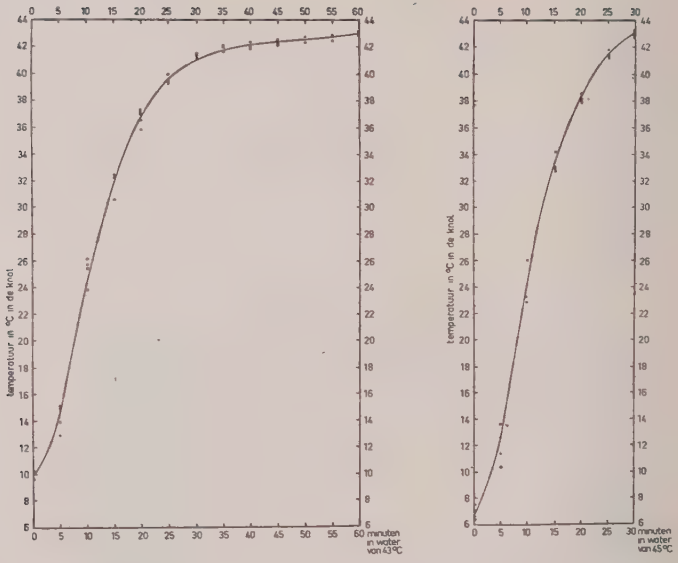


FIG. 20 Temperatuurverloop in 5 Bintje-knollen met kleinste diameter 40–45 mm, in water van 43° C en 45° C.
Temperature course in 5 Bintje tubers, smallest diameter 40–45 mm, in water of 43° C and 45° C.

water van 43°C of 15 min. in water van 45°C was niet voldoende om de schimmel te doden. Hierna werden enkele meer uitvoerige proeven genomen, om vast te stellen of in alle zieke knollen de schimmel gedood wordt door de eerstgenoemde behandelingen en hoe gezonde knollen hierop reageren.

Begin februari 1954 werden geïnoculeerde en gezonde knollen van het ras Eersteling – maat 35–45 mm – met warm water behandeld:

a. 100 zieke knollen gedurende 1 uur in water van 43°C.
b. 100 zieke knollen gedurende 30 min. in water van 45°C.
c. 200 gezonde knollen gedurende 1 uur in water van 43°C.
d. 200 gezonde knollen gedurende 30 min. in water van 45°C.
e. 200 gezonde knollen, niet behandeld.

De geïnoculeerde knollen waren voor ongeveer $\frac{3}{4}$ deel door de schimmel aangetast.

Eind maart werden de zieke behandelde knollen doorgesneden en in vochtige bakken gelegd. Hierop ontwikkelden zich geen sporangiën van Phytophthora. De aardappelen van de objecten *c*, *d* en *e* hadden eind april lange spruiten gevormd. Hiertussen werden geen verschillen waargenomen, wat er op wijst, dat de behandeling niet schadelijk is geweest. De spruiten werden verwijderd en de knollen op 4 mei gepoot. De objecten *c*, *d* en *e* werden gesplitst in vier partijtjes van 50 knollen. De veldjes werden willekeurig over het proefveld, dat een langgerekte vorm had, verdeeld. Tot aan het rooien op 3 augustus waren gedurende

het groeiseizoen geen verschillen tussen de veldjes te zien. Twee veldjes van object *d* hadden onder water gestaan, zodat deze bij de verwerking zijn weggelaten.

De opbrengst bedroeg gemiddeld per veldje van 50 knollen *(mean yield per trial)*:

Onbehandeld *(untreated)*	38,6 ± 1,4 kg.
1 uur *(hr)* 43 °C	43,0 ± 2,8 kg.
30 min. 45 °C	45,3 ± 1,8 kg (2 herhalingen).

Volgens deze cijfers is de opbrengst niet nadelig beïnvloed door de warmwaterbehandeling, terwijl de schimmel op geen enkele zieke knol meer sporuleerde.

In april 1954 werd deze proef op kleinere schaal met dezelfde temperaturen en tijden herhaald. De behandelde gezonde knollen kwamen veel later boven en gaven een zeer belangrijke opbrengstverlaging te zien. Wel bleek duidelijk, dat een behandeling van 30 min. bij 45 °C beter verdragen werd dan een behandeling van 1 uur bij 43 °C. De uitgelegde zieke knollen vormden geen sporangiën. De zieke knollen die behandeld waren, gaven een veel hogere opbrengst dan de onbehandelde zieke knollen. Bovendien was van dit laatste object 4 % van de planten secundair-ziek, terwijl in de behandelde objecten geen secundair-zieke planten voorkwamen.

Met deze proef is aangetoond, dat een behandeling niet kort voor het poten mag worden toegepast. Hierdoor worden waarschijnlijk de spruiten of de spruitaanleg te veel beschadigd.

Met de rassen Eersteling en Bintje werd de proef op 1 december 1954 herhaald. Voor dit doel werd een ketel gebruikt, waarin bloembollen worden behandeld. De proef bestond uit zeven objecten:

a. 200 gezonde knollen, niet behandeld.
b. 200 gezonde knollen gedurende 1 uur in water van 43 °C.
c. 200 gezonde knollen gedurende 30 min. in water van 45 °C.
d. 200 gezonde knollen gedurende 30 min. in water van 50 °C.
e. 300 zieke knollen, niet behandeld.
f. 300 zieke knollen gedurende 1 uur in water van 43 °C.
g. 300 zieke knollen gedurende 30 min. in water van 45 °C.

De geïnoculeerde knollen waren voor ongeveer $\frac{1}{3}$ deel door de schimmel aangetast.

In februari 1955 werden 100 knollen van de objecten *e*, *f* en *g* doorgesneden en in vochtige bakken gelegd. Het resterende deel van de objecten *f* en *g* werd, voor zover geschikt, eind april gepoot in vochtige zandgrond. Zowel de knollen van het ras Eersteling als van het ras Bintje waren bij object *e* geheel door de schimmel aangetast; daarom werden in maart opnieuw 200 knollen van het ras Eersteling geïnoculeerd en als controle voor de objecten *f* en *g* gepoot in dezelfde vochtige zandgrond. In tabel 15 zijn de gegevens van deze proef samengevat.

Deze proef geeft een bevestiging en aanvulling van de reeds eerder besproken proef en toont aan, dat na een warmwaterbehandeling van 1 uur bij 43 °C en 30 min. bij 45 °C de schimmel niet meer op doorgesneden zieke knollen sporuleert en gepote zieke knollen geen secundair-zieke planten meer geven.

De onbehandelde knollen van beide rassen (object *a*) hadden in april langere

TABEL 15. Effect warmwaterbehandeling op Phytophthora infestans in zieke knollen (Eersteling en Bintje). Maat: 35–45 mm.

Table 15. Effect of hot water treatment on Phytophthora in diseased tubers (Eersteling = Duke of York, and Bintje). Size: 35–45 mm.

Objec *Treatment*	Aantal knollen door gesneden *Number of tubers cut*		Aantal doorgesneden knollen met sporulatie *Number of cut tubers with sporulation*		Aantal gepote zieke knollen *Number of diseased tubers planted*		Aantal secundair-zieke planten *Number of sec. diseased plants*	
	Eersteling	Bintje	Eersteling	Bintje	Eersteling	Bintje	Eersteling	Bintje
e. onbehandeld[1]	100	100	100	100	200	–	12	–
f. 60 min. 43 °C	100	100	0	0	168	200	0	0
g. 30 min. 45 °C	100	100	0	0	168	190	0	0

[1] *Untreated*

spruiten gevormd dan de behandelde knollen (objecten *b*, *c* en *d*). Nadat alleen van het onbehandelde object *a* de spruiten waren verwijderd, werd op 25 april 1955 gepoot. Ieder object bestond uit 4 herhalingen elk van 50 knollen. Het ras Eersteling werd op 25 juli gerooid en het ras Bintje op 1 augustus. In de tabel 16 zijn de cijfers over opkomst en opbrengst weergegeven.

TABEL 16. Invloed van warmwaterbehandeling op opkomst en opbrengst van gezonde poters (Eersteling en Bintje). Maat: 35–45 mm.

Table 16. Influence of hot water treatment on emergence and yield of healthy tubers (Eersteling = Duke of York and Bintje). Per treatment 4 × 50 tubers. Size:35–45 mm.

Object *Treatment*	Percentage bovengekomen planten *Percentage of plants emerged*				Opbrengst in kg per 50 knollen *Yield in kg per trial of 50 tubers*	
	23 mei *23 May*		6 juni *6 June*			
	Eersteling	Bintje	Eersteling	Bintje	Eersteling	Bintje
a. onbehandeld[1]	100	100	100	100	28.6 ± 1,2	47,0 ± 1,5
b. 60 min. 43 °C	95	100	99	100	25.5 ± 1,7	43,9 ± 1,4
c. 30 min. 45 °C	94	100	100	100	25,9 ± 0,6	44,4 ± 1,3
d. 30 min. 50 °C	0	58	0	83	0,3 ± 0,15	27,0 ± 2,1

[1] *Untreated*

Vooral bij het ras Eersteling heeft de behandeling van 60 min. 43 °C en 30 min. 45 °C de opbrengst waarschijnlijk verlaagd, terwijl dit voor het ras Bintje ook niet uitgesloten is. Uit de opbrengst van object *d* is af te leiden, dat Eersteling gevoeliger is voor een warmwaterbehandeling dan Bintje.

Al deze proeven tonen aan, dat Phytophthora in zieke knollen volkomen gedood wordt door een warmwaterbehandeling gedurende 1 uur bij 43 °C of 30 min. bij 45 °C. Een behandeling in februari 1954 gegeven, gaf bij gezonde

knollen van het ras Eersteling geen opbrengstverlaging, terwijl een behandeling op 1 december 1954 wel een geringe daling in opbrengst veroorzaakte.

Toen uit de resultaten van deze proeven was gebleken, dat een behandeling van 1 uur in water 43 °C een opbrengstdepressie kan geven, werd nagegaan of een behandeling van 40 min. in water van 43 °C de schimmel ook niet doodt. 150 geïnoculeerde knollen werden aan deze behandeling onderworpen. In alle knollen bleek de schimmel dood te zijn. Of deze kortere behandeling nog een schadelijke invloed zal hebben op het gewas, werd nog niet onderzocht.

In Engeland heeft BEAUMONT (1936, 1937 en 1938) proeven genomen met warmwaterbehandeling. Een behandeling van 1 uur in water van 110 °F (= 43 °C) had een nadelig effect op de opbrengst. Ook het tijdstip van behandeling zou van invloed zijn op de opbrengstverlaging; zo zouden aardappelen te vroeg behandeld kunnen worden. Uit eigen onderzoek zou men dit eveneens kunnen afleiden. De artikelen van BEAUMONT kwamen eerst in 1955 tot mijn beschikking, zodat geen rekening kon worden gehouden met het resultaat van zijn proeven.

Wil de warmwaterbehandeling zich tot een voor de praktijk bruikbare methode ontwikkelen, dan zal in geen geval de opbrengst hierdoor nadelig beïnvloed mogen worden. Bovendien moet de behandeling op eenvoudige wijze uitgevoerd kunnen worden.

De methode zal eerst dan effect kunnen sorteren, wanneer deze regionaal wordt toegepast onder gelijktijdige strenge controle van opslag op afvalhopen.

3. NIEUWE MOGELIJKHEDEN VOOR DE VEREDELING

Het kweken van onvatbare rassen is een belangrijk middel om plantenziekten te bestrijden. Er is reeds zeer veel werk verricht om aardappelrassen te verkrijgen, die onvatbaar zijn voor Phytophthora. Reeds enige tientallen jaren is men bezig met behulp van andere *Solanum*-species deze onvatbaarheid door kruising in cultuurrassen van *Solanum tuberosum* te brengen. Sinds bekend is, dat bij Phytophthora infestans verscheidene physiologische rassen voorkomen, is er een hardnekkige strijd ontstaan tussen kweker en parasiet. Sommige deskundigen menen, dat dit een hopeloze strijd is, terwijl anderen de mening toegedaan zijn, dat het verkrijgen van onvatbare aardappelrassen niet tot de onmogelijkheden behoort. De kans dat een aanvankelijk onvatbaar ras op den duur als gevolg van het ontstaan van nieuwe physio's hevig zal worden aangetast, is evenwel niet uitgesloten.

Zeer waarschijnlijk kan de kweker echter nog een andere methode volgen. Volgens de tabellen 9 en 10 bestaan er goede cultuurrassen, die geen of nauwelijks secundair-zieke planten voortbrengen. De schimmel kan in deze rassen dus niet of zeer sporadisch overwinteren. Wanneer men kans zou zien deze eigenschap over te brengen op vatbare vroege rassen, zou reeds veel gewonnen zijn. Hiervoor is een combinatie nodig van geringe vatbaarheid in knol en loof. Men moet dus streven naar een ras, dat zowel in knol als loof weinig vatbaar is. Aangezien de uitbreiding van een haard voor een groot deel bepaald wordt door de vatbaarheid van het loof, moet een geringe loofvatbaarheid als voornaamste doel gesteld worden.

Geringe vatbaarheid voor Phytophthora gaat waarschijnlijk samen met laatrijpheid. Daar juist de vroege rassen vervangen moeten worden, zal het verede-

lingswerk hierdoor bemoeilijkt kunnen worden. Volgens pag. 129 zou al veel bereikt zijn, indien de rassen Eersteling en Bintje vervangen konden worden door een ras, dat iets minder vatbaar is dan Eigenheimer. Volgens TOXOPEUS (1950) moet het mogelijk zijn uit de *tuberosum*-rassen een vervanger voor Bintje te krijgen met een vatbaarheid van bijv. 6 (vatbaarheidscijfer volgens de Rassenlijst).

Waarschijnlijk kan men bij het veredelen gebruik maken van hetgeen op pag. 127 en 128 is beschreven. Daar is aangetoond, dat de vatbaarheid voor Phytophthora in drie componenten is te splitsen. De onderlinge verhouding van deze componenten blijkt te variëren. Wanneer ze op afzonderlijke eigenschappen berusten, moet het mogelijk zijn door kruising de meest gunstige eigenschappen in het nieuwe ras te combineren, waardoor dit een geringere vatbaarheid zal vertonen dan de ouderrassen.

Conclusie: Het desinfecteren van pootaardappelen door een warmwaterbehandeling biedt mogelijkheden, die nog nader onderzocht dienen te worden. Een bestrijding die bestaat uit het treffen van phytosanitaire maatregelen, kan het ontstaan van een epidemie belangrijk tegengaan. Bij zorgvuldige toepassing zal het aantal bespuitingen wellicht verminderd kunnen worden. Het nemen van phytosanitaire maatregelen is echter een tijdrovende bezigheid. Dit is één van de redenen, waarom men door veredeling moet proberen de zeer vatbare rassen Eersteling en Bintje te vervangen door minder vatbare rassen. Wanneer dat bereikt zal zijn, mag men aannemen, dat Phytophthora veel later in het seizoen algemeen zal voorkomen, zodat aan de bestrijding veel minder tijd besteed behoeft te worden.

SUMMARY

INTRODUCTION

After a short discussion on the consequences of the occurrence of potato blight in 1845 and later in the Netherlands, the aim of the investigation is described. This aim has been to detect the initial appearance of Phytophthora infestans in the field and the sources of infection (foci) and furthermore to investigate the spread of the disease from these sources (foci) and also the factors responsible for this spread. The results obtained in the course of the procedures gave rise to the study of new possibilities for the control of the disease.

A plant is called „secondarily diseased" when the parasite has grown upwards from the blighted tuber into one or more stems. Plants which have been infected otherwise are called „primarily diseased". A primary focus is started by a secondarily diseased plant.

I. OVERWINTERING

1. Literature

According to the literature, overwintering of Phytophthora would be possible, in particular: *a.* as a saprophyte in the soil, *b.* as oospores, *c.* as mycelium in diseased tubers. It has not been proved that overwintering according to *a.* and *b.* has a practical significance. Opinions differ as to the possibility of the survival as mycelium in diseased tubers. Several workers have found that in some cases the fungus can survive in this way, whereas others did not succeed in establishing this fact (table 1). The percentage of diseased plants resulting from attacked tubers is so low (according to the literature) that in general it was not considered possible to explain an epidemic occurrence in this way.

2. Methods

The investigation was started with observations in the field in order to obtain data of infection sources. The choice for operation fell on „De Streek", a region in the northern part of the province of Noord-Holland, because here potato blight almost always appears first, so that infection from elsewhere is practically excluded.

Potatoes are grown in this region on an area of about 80% of the total acreage, mainly occupied by the early variety Eersteling (Duke of York) which is very susceptible to Phytophthora. The potato fields are enclosed by ditches and canals (fig. 1). Observations commenced by the end of April 1952 and 1953, on potato fields as well as on refuse heaps. Additional observations were made in other parts of the country in 1953 and 1954. Practical experience was supplemented by field trials and by laboratory research.

3. Observations in the field

A. Observations on refuse heaps. Four out of eighteen refuse heaps on which volunteers appeared here and there, were infected with potato

blight by the end of May 1952 (first observation on May 13). The next year three plants of a refuse heap were diseased as early as April 28. Some plants of two more refuse heaps were attacked about mid-May. Diseased shootings from diseased rejected tubers were found in Friesland, in June of the same year. In all these cases, diseased plants were only found in places where diseased tubers also occurred.

B. Observations on potato fields. Small foci of diseased plants occurred in several fields occupied by Eersteling by the end of May 1952 (first observation May 20). One abnormal plant in every focus could be found which can be described as follows: plant growth somewhat suppressed; more damaged by the disease than the surrounding plants; apart from some fairly well-developed stems, one or more small, weak shoots which are brown and shrivelled from the base upwards (fig. 2).

From May 26 till June 18 of the following year, 27 foci were established in the variety Eersteling grown in „De Streek". In 17 of these foci a diseased plant was found of the type described above. From the remaining foci, one or more plants had always been removed so that it could not be proved how these foci were produced.

Similar foci were also found in other places of the Netherlands in the same year and in 1954 also. They occurred in the varieties Eersteling, Bintje, Saskia, Eigenheimer and Wilpo.

On inquiry all the users of the fields where foci were found, said that some diseased tubers had indeed occurred in the seed potatoes. From this information as well as from the above description, it is apparent that there is a relationship between the first appearance of potato blight and the presence of diseased tubers in the seed potatoes used.

4. Field trials

In order to make the above relationship clearer, tubers were planted which had been infected naturally and artificially (tables 2 and 3). The first diseased plants appeared by the end of May and the beginning of June; on them there was always a small diseased shoot which had turned brown starting from the tuber (figs. 4 and 5). The fungus sporulated on this small brown shoot. These plants exhibited the same symptoms as the plants that had been found in the field. At first the fungus sporulated only on the lower part of the diseased stem (above ground); later in favourable weather, also on the upper parts of the stem and on the leaves.

These trials have proved that attacked tubers can produce diseased plants.

5. The way in which blighted tubers can produce diseased plants

According to the literature some investigators are of the opinion that sporangia which are produced on diseased tubers planted, can infect the young shoots of the plant.

Other workers, however, assume that the mycelium of the fungus can grow upwards from the diseased tuber directly into the stem.

From a trial it appeared that such a small number of sporangia are produced on non-cut diseased tubers, that the chance of infection in practice should be

considered extremely unlikely. However, this mode of infection is not entirely excluded under experimental conditions in diseased tubers which were planted as halves in sterilized soil (table 4).

Anatomical examination of ten diseased stems which were brown from the point of attachment with the tuber upwards, proved that the fungus was harboured at several places in the underground stem, particularly in the cortex parenchyma.

From the trial described above and from the anatomical examination, it can be concluded that Phytophthora can grow upwards from the diseased tuber into a stem (see also fig. 6) and that this is the normal way in which the aboveground parts of a plant (whose tuber is diseased) can become infected. These plants have been indicated as secondarily diseased.

6. Factors determining the occurrence of secondarily diseased plants

The following factors have to be taken into consideration.

A. The relation of host plant to parasite in the tuber, during storage. This relation is particularly determined by the temperature and the susceptibility of the tuber (table 5). However, it cannot explain everything; because individual differences also occur (fig. 7). This may be caused by the fungus (table 6) or by the tuber (figs. 9 and 10), or by both. Apparently the balance between host plant and parasite is so unstable, that there is little chance that both are still alive in the spring.

B. The distance between mycelium and eye in the tuber when planting. The chance of the occurrence of a secondarily diseased plant in the trial described, is greatest at a distance of 3–4 cm between mycelium and eye When the distance is too short, the sprout is killed too early and the plants dot not emerge. At a larger distance the fungus mostly comes too late and then nearly all plants are healthy (table 7 and fig. 11).

C. The relation of host plant to parasite in tuber and stem after planting. From the tables 8, 9 and 10 it appears that in a moist soil the percentage of secondarily diseased plants is higher than in a drier soil, and that at a higher temperature this percentage is higher than at a lower temperature. The highest percentage of secondarily diseased plants occurs in varieties which are susceptible in foliage and tuber, a lower percentage in varieties that are susceptible either in the foliage or in the tuber, whereas no secondarily diseased plants have been found in varieties which are slightly susceptible in the foliage as well as in the tuber (tables 9 and 10).

7. Discussion

In „De Streek" in 1953, the year when most thorough observations were made, 15 foci were found in potato fields, scattered over an area of about 16 km², i.e. about one focus per km² (= 80 ha potatoes), on an average. Assuming that about 100 diseased tubers have to be planted to obtain a focus, this means one diseased tuber per 1600 kg seed potatoes. According to information from farmers it can be accepted that so many diseased tubers are planted. In the next chapter it will appear that in „De Streek" one focus can contaminate 1 km² in about one month under normal weather conditions. The general oc-

currence of the disease can therefore be explained in this way. The infection which can start from volunteers on refuse heaps is not included in this estimate.

There is no reason to suppose that Phytophthora survives in some other way than through diseased tubers and thus produces the first infection in spring. Some arguments are advanced to prove this assumption.

II. THE EPIDEMIOLOGY

1. Introduction

The appearance of an epidermic is determined by:

1. the number of infection sources
2. the rapidity with which Phytophthora is spread.

Considering the conclusion of chapter I it may be assumed that there are no other infection sources than the primary foci as defined in the introduction.

2. The number of primary foci

On an average one primary focus was found per km² on potato fields in „De Streek" in 1953, that is about one focus per 80 ha under Eersteling. In that year many foci occurred, so that one focus per 100 ha under Eersteling is taken as an average. With the aid of table 10 and the susceptibility figures given in the Descriptive List of Varieties of Field Crops, it can be established in which area of one variety one focus can be expected. On the basis of these data and with those of the varietal range figuring in the List of Varieties 1955 the table 11 has been compiled, indicating the number of km² land per primary focus.

Although the annual variations and the foci on refuse heaps were not taken into consideration when the table was compiled, it can certainly be concluded that the number of foci per km² varies widely from one region to another.

3. The spread of Phytophthora from the primary foci

A. Own observations. Figure 12 represents two primary foci in „De Streek" on June 4 and fig. 13 the expansion of one of these foci on June 23, 1953.

According to the K.N.M.I. (Royal Netherlands Meteorological Institute), at Hoorn – a town about 12 km south-west of De Streek – the weather was favourable for the appearance of the disease on May 14, 15, 16; 18, 19; 26 and 27 and later on June 11, 12 and 15, 1953. After the weather had been favourable again on June 23, 24 and 25 the disease occurred throughout the region.

In the province of Noord-Brabant where far less potatoes are grown per unit area, a primary focus had spread widely in the variety Wilpo as early as June 30, 1954 (fig. 14).

The surrounding potato fields were still healthy on that date, but on July 21 several Bintje-fields were already contaminated (fig. 15). According to the K.N.M.I., 5 favourable periods occurred in Noord-Brabant before July 21, 1954, 3 of them even before June 30. Another favourable period occurred by the end of July and on August 1 the disease had spread throughout the province.

Infection of potato fields starting from volunteers on refuse heaps was rarely observed in De Streek. In Friesland two cases were established in 1953; in both cases volunteers of rejected diseased tubers had contaminated potato fields.

In the primary foci of De Streek it was striking that at first there was a great

deal of primary stem-attack (fig. 3), while the leaves of such stems were often healthy. In the diseased part of the stem there was a leaf axil present, even in cases of slight attack. It was assumed that in a crop with a fairly open stand, dew-drops and rain-drops remain longer in the axils than on the leaves, so that the conditions for axil-infections are more favourable than for leaf-infections. This was proved experimentally, by inoculating leaves and axils with small drops of a swarmspore suspension of about equal size and keeping the plants at high air humidity during different length of time (table 12).

This stem-blight is important for the maintenance of a focus because diseased leaves will soon wither and fall in warm and dry weather, whereas attacked stems will remain alive longer.

B. The significance of the susceptibility of the variety. Five leaves of the varieties Eersteling, Eigenheimer and Noordeling were artificially infected at four different places in the field. The spread of the fungus was ascertained after 12 days by counting the number of newly infected leaves (table 14). The differences in susceptibility appeared to be greater than the susceptibility-figures given in the List of Varieties would suggest (table 13, last column). The susceptibility was therefore more closely studied in the glasshouse.

The susceptibility can be divided into three components.

1. The chance of infection, i.e. the chance that a spore penetrates into the leaf.
2. The extension rate of the mycelium in the leaf tissue.
3. The rate of sporangia-production and the quantity of sporangia produced per unit leaf-area.

The above components were determined in the following way, using 10 gathered leaves of about the same size per treatment.

1. Inoculation with equal quantities of a very diluted swarmspore suspension. The number of diseased spots per leaf was established after 3 days.

2. Inoculation at the tip. The discoloured area is measured towards the leaf base.

3. Inoculation with a concentrated swarmspore suspension. After five days and again two days later the number of sporangia is established by rinsing the leaves in water; the two figures are added together. After inoculation the leaves were kept at 20 °C and high air humidity. The test was carried out twice with four varieties. The average figures are tabulated in table 13 (Eersteling = 10).

It is also possible to determine the susceptibility as a whole, by inoculating gathered leaves with an equal quantity of a diluted swarmspore suspension. The diseased spots and patches should not or hardly touch each other. After five days and again two days later the number of sporangia is established by rinsing in water and then adding the figures together (table 13, column 5).

The rate of spread of Phytophthora is a standard for the susceptibility in the field. In table 14 this standard has been compared with the susceptibility determined in the glasshouse. From this comparison it appears that the susceptibility determined in the glasshouse agrees with the susceptibility in the field.

From table 14 (1st column) it follows that only a focus occurring in a susceptible variety is important for the appearance of an epidemic. After three generations the ratio between foci in the varieties mentioned in table 14 would be theoretically $(180)^3 : (30)^3 : (1)^3$.

C. The significance of the percentage of land occupied by potatoes. In a region were potatoes are widely grown, far less sporangia are lost and the fungus can spread much faster (fig. 13) than in a region were potatoes are only scarcely grown (fig. 15).

When a source of infection is very small and a neighbouring field lies at a large distance, it is quite possible that no infection of the neighbourhood takes place. This is often the case with foci on refuse heaps when they are not adjacent to a potato field.

D. The distance which sporangia can cover. There are only few reliable data available with regard to the distance covered by the sporangia. Therefore the following experiment was conducted in 1954.

On the island of Rottumeroog, situated in the Waddenzee at 11 km north of the coast, tubers were planted which were entirely healthy (10 are = 0,25 acre). No volunteers were found in the field where they were planted. After a close inspection of the island on July 25 it was established that no diseased plants occurred. When blight had spread throughout the province of Groningen the first attacked leaves appeared in the island. This proves that sporangia of Phytophthora can be carried by the wind over a distance of at least 11 km without losing their viability.

E. Some data on the micro climate. According to several investigators there is a relation between the macro-climate and the occurrence of potato blight. Because the air humidity within the crop can sometimes differ widely from the air humidity above the crop (fig. 16), the micro-climate should not be neglected when the epidemiology is studied.

The air humidity in the crop was measured with a ventilated psychrometer and also at a height of 1.70 m above the crop. The average difference was 17% ± 2 at 2 p.m. However, when it is windy and dry weather the difference is not so great (fig. 17). The degree of difference between the air humidity in and above the crop depends on 1. the macro-climate (particularly wind), 2. the development of the crop and 3. the moisture content of the soil.

4. The development of an epidemic

With the aid of the figures 12, 13, 14, 15, the table 11 and data on favourable periods (page 150), the general appearance of potato blight in De Streek and Noord Brabant can easily be explained from the number of primary foci and the expansion rate of these foci. Presumably this also holds for the other parts of the Netherlands.

5. Discussion

The development of an epidemic is dependent on:

1. the number of primary foci
2. the percentage of land occupied by potatoes
3. the susceptibility of the variety
4. the macro- and micro-climate.

On studying the appearance and the course of an epidemic occurring in a certain region from year to year, the factors sub 2 and 3 need not be taken into consideration.

The difference between micro- and macro-climate will be approximately stable when the crop has become closed, so that it can be deduced from the macro-climate when a period is favourable for the appearance of Phytophthora. The difference between the micro- and the macro-climate will vary from the emergence of the plants to the closing of the crop and consequently announcements on expected favourable periods, determined at a height of 2.20 m (in the Netherlands) will not always agree with the dissemination of the disease in the crop. In addition the number of primary foci will also play an important part in this initial period.

An example makes it clear that when two regions are compared, all factors mentioned above are important.

III. SOME NEW POSSIBILITIES OF CONTROL

1. Phytosanitary measures

Potato growers should attempt to control potato blight by taking the measures indicated below:

a. The utmost care should be taken that no diseased tubers are planted. For this purpose it is necessary to carry out a very close inspection in the spring.

b. Diseased tubers should be collected and destroyed, so that they cannot produce shoots.

c. Inspection of the fields for the detection of primary foci should be started at the end of May. These foci should be completely destroyed, either by haulm killing or by pulling the plants out and covering them with earth. The vicinity of the destroyed plants should be carefully sprayed.

2. The disinfection of seed potatoes

Some experiments were undertaken with a hot water treatment. On the basis of a preliminary examination (fig. 19 and 20) it can be expected that a treatment of 1 hour in water of 43 °C or of 30 min. in water of 45 °C would kill the fungus.

Healthy and diseased Eersteling tubers (200 and 100 tubers respectively) were treated in both these ways at the beginning of February 1954. The healthy tubers gave a normal yield (page 143) while the fungus had been killed in all the diseased tubers. In a second experiment a treatment was applied in April 1954. It produced a severe reduction in yield. In December 1954 again, healthy and inoculated Eersteling and Bintje tubers were treated. The fungus had been killed in all the tubers and only a slight reduction in yield occurred (tables 15 and 16). The time when the treatment is applied appears to have an influence. Beaumont also came to this conclusion. Not until 1955 did the author have Beaumont's articles at his disposal, so that the results of his experiments could not be taken into account.

Another experiment was also undertaken with a treatment of 40 min. in water of 43 °C, whereby the fungus was also entirely killed in tubers with a diameter of 35–45 mm. This treatment presumably is not or only slightly harmful to healthy tubers, but on this point there are as yet no data available.

3. New possibilities for breeding purposes

The experiments conducted have proved that the very susceptible and susceptible varieties are dangerous for the appearance of an epidemic. If the

breeding of slightly susceptible varieties were successful, it can be expected that the occurrence of Phytophthora would be strongly suppressed.

According to table 13 the susceptibility can be divided into three components. If it appears that they are governed by separate characters it should be possible to combine the most favourable characters in one new variety, which will exhibit a slighter susceptibility than the parents.

Alg. Versl. Landb. Koninkrijk Nederlanden 1845.
ALTEN, F. & H. ORTH, – 1941. Phytopath. Z. 13: 243–271.
BARY, A. DE, – 1861. Die gegenwärtig herrschende Kartoffelkrankheit, ihre Ursache und ihre Verhütung. Leipzig.
BARY, A. DE, – 1876. J. Roy. agr. Soc. England, sec.ser. 12: 239–269.
BEAUMONT, A., – 1934. Ann. appl. Biol. 21: 23–47.
BEAUMONT, A., – 1936. Ann. Rep. Seale-Hayne agr. Coll. 13: 18–20.
BEAUMONT, A., – 1937. Ann. Rep. Seale-Hayne agr. Coll. 14: 21–22.
BEAUMONT, A., – 1938. Ann. Rep. Seale-Hayne agr. Coll. 15: 18–20.
BEAUMONT, A., – 1948. Trans Brit. mycol. Soc. 31: 45–53.
BEHR, L., – 1949. Phytopath. Z. 15: 407–446.
BERGSMA, C. A., – 1845. De aardappel-epidemie in Nederland in den jare 1845. Utrecht.
BERGSMA, C. A., – 1846. Ber. Meded. Gen. Landb. Kruidk. 1e deel, 4e afl.: 40–45.
BIFFEN, R. H., – 1926. J. Roy. agr. Soc. England 187: 346–351.
BOESJES, A. & L. KETELAAR, – 1955. Bond Ver. Bedrijfsvoorlichting, Drenthe, Meded. 16.
BOLLE, F., – 1952. Nachr.-Bl. dtsch. Pfl.-schutzd. 4: 168–170.
BONDE, R. & E. S. SCHULTZ, – 1943. Maine agr. Exp. Stat. Orono, Bull. 416.
BOURKE, P. M. AUSTIN, – 1953. Dep. Industr. Comm. Meteor. Serv., Techn. Note 12 & 13, Dublin.
BOYD, O. C., – 1935. Phytopathology 25: 7.
BRAUN, H., – 1953. Kartoffelbau 4: 68–69.
BREFELD, O., – 1883. Mykologie V: 25–26.
BROOKS, F. T., – 1919. New Phytologist 18: 187–201.
BRUYN, H. L. G. DE, – 1922. Meded. Landbouwhogeschool, Deel 24, verh. 4.
BRUYN, H. L. G. DE, – 1926. Phytopathology 16: 121–140.
BRUYN, H. L. G. DE, – 1928. Landbouwk. T. 40, no. 483.
BRUYN, H. L. G. DE, – 1943. T.Pl.ziekten 49: 77–99.
CLINTON, G. P., – 1906. Rep. Conn. agr. Exp. Stat. 1905, Part V: 304–330.
CLINTON, G. P., – 1911. Rep. Conn. agr. Exp. Stat. 1909 & 1910, Part X: 753–774.
CROSIER, W., – 1934. Agr. Exp. Stat., Cornell Univ., Mem. 155: 1–40.
DORST, J. C., – 1929. Friesch Landbouwblad, no. 1 & 2.
DURAND, E. J., – 1911. Phytopathology 1: 129–130.
ERIKSSON, J., – 1916. Ark. Bot. 14, no. 20: 1–72.
ERIKSSON, J., – 1921. Phytopathology 11: 385–388.
EVERDINGEN, E. VAN, – 1926. T.Pl.ziekten 32: 129–140.
GREGORY, P. H., – 1945. Trans. Brit. mycol. Soc. 28: 26–72.
GODFREY, G. H., – 1941. Pl. Dis. Repr. 25: 267–268.
GRÜMMER, G., – 1954. VIIIe Congr. int. Bot. Paris, Rapp. Commun. Sect. 20: 145–147.
HAGENGUTH, K. & R. GRIESINGER, – 1941. Phytopath. Z. 13: 517–529.
HALLIER, E., – 1868. Phytopathologie.
HÄNNI, H., – 1949. Phytopath. Z. 15: 209–332.
HARRISON, A. L., – 1947. Phytopathology 37: 533–538.
HASKELL, R. J., – 1921. Phytopathology 11: 504–505.
HECKE, L., – 1898. J. Landwirtschaft 26: 69–97.
HIRT, W., – 1952. Schweiz. landwirtsch. Monatshefte 30: 213–219.
HIRST, J. M., – 1955. Pl. Pathology 4: 44–50.
HOLLRUNG, M., – 1932. Kühn-Arch. 33: 27–122.
HOOYER, C., – 1847. De groote nood des hongers in en bij den Boemelerwaard. Zaltbommel.
HYRE, R. A., – 1950. Pl. Dis. Reptr., Suppl. 190: 14–18.
HYRE, R. A., – 1955. Pl. Dis. Reptr. 39: 473–474.
JENSEN, J. L., – 1887. Mem. Soc. Nat. d'Agr. France 131: 31–156.
JOSIFOVIĆ, M. & A. SUTIĆ, – 1952. Ann. Fac. agr. Beograd, no. 4.
JOHANNES, H., – 1953. Z. Pfl.-krankh. Pfl.-schutz. 60: 289–336.
JONES, L. R., GIDDINGS, N. J. & B. F. LUTMAN, – 1912. U.S. Dep. Agr., Bur. Pl. Ind., Bull. 245.
KEAY, MARGARET A., – 1953. Pl. Pathology 2: 68–70.
KEAY, MARGARET A., – 1954. Pl. Pathology 3: 88–89.
KLEYWEGT, K. & J. VAN DER KNAAP, De plek waar onze wieg eens stond, 49–51.
KÜHN, J., – 1870. Z. landwirt. Central-Vereins Prov. Sachsen 27: 325–331.
LARSON, R., – 1944. Wisc. agr. Exp. Stat., Bull. 463.
LEPIK, E., – 1928. Phytopathology 18: 869–872.

Lepik, E., – 1940. Phytopath. Z. 12: 292–311.
Limasset, P., – 1939. Ann. Epiphyt. Phyto. N.S. 5: 21–39.
Löhnis, M. P., – 1922. Diss. Univ. Utrecht.
Löhnis, M. P., – 1924. Meded. wet. Comm. Adv. Onderz. Volsw. Weerbaarheid.
Marth, P. C. & E. S. Schultz, – 1950. Am. Pot. J. 27: 23–32.
Martius, C. G. P. H. von, – 1843. Ber. Meded. Gen. Landb. Kruidk. 1e deel, 1e afl.
Massee, G., – 1906. J. Board Agr. 13: 232–257.
Massee, G., – 1910. Diseases of cultivated plants and trees.
Mastenbroek, C., – 1952. Diss. Wageningen.
Meded. Handel. Geld. Mij. Landb. I, 1846.
Melhus, I. E., – 1913. Centralbl. Bakt. Parasitenk. Infektionsk. 39: 482–488.
Melhus, I. E., – 1915. J. agr. Res. 5: 71–102.
Meyer, G., – 1940. Arb. biol. Reichsanst. 23: 97–132.
Moore, W. C., – 1946. Report on fungus, bacterial and other diseases of crops in England and Wales for the years 1943–1946. Bull. no. 139.
Morren, C. H., – 1845. Volksvoorschriften om de rotziekte der aardappelen te behandelen en te genezen. Groningen.
Mortier, B. C. du, – 1845. Ac. Roy. Bruxelles, Bull. 12, no. 9.
Müller, K. O., Meyer, G. & M. Klinkowski, – 1939. Naturwissenschaften 27: 765–768.
Murphy, P. A., – 1922. Sci. Proc. Roy. Dubl. Soc. N.S. 16: 442–466.
Murphy, P. A., – 1927. Sci. Proc. Roy. Dubl. Soc. N.S. 18: 407–412.
Murphy, P. A. & R. McKay, – 1927. Sci. Proc. Roy. Dubl. Soc. N.S. 18: 413–422.
Naoumova, N. A., – 1940. Rev. appl. Mycol. 19: 426.
Oort, A. J. P., – 1954. Landbouwvoorlichting 11: 116–120.
Peterson, L. C., – 1947. Am. Pot. J. 24: 188–197.
Pethybridge, G. H., – 1911. Sci. Proc. Roy Dubl. Soc. N.S. 13: 12–27.
Pethybridge, G. H., – 1912. Dep. J. Ireland 12, no. 2.
Pethybridge, G. H. & P. A. Murphy, – 1913. Sci. Proc. Roy Dubl. Soc. N.S. 13: 566–588.
Pringsheim, H., – 1876. Landwirt. Jb. 5: 1129–1141.
Post, J. J. & C. Richel, – 1951. Landbouwk. T. 63: 77–95.
Rosenbaum, J., – 1917. J. agr. Res. 8: 233–276.
Roussakow, L. F., – 1925. Rev. appl. Mycol. 4: 471–473.
Salmon, E. S. & W. M. Ware, – 1926. Ann. appl. Biol. 13: 289–300.
Samuel, G., – 1946. Agr. 52: 159–161.
Schilberszky, K., – 1928. Die Ökologie der Phytophthora infestans. Budapest.
Schlumberger, O., – 1927. Illus. landwirt. Z. 47: 568–569.
Schrödter, H., – 1954. Nachr.-Bl. dtsch. Pfl.-Schutzd. 8: 166–172.
Smith, W. G., – 1876. Gard. Chron. 6: 10–12 & 39–42.
Smorawski, J., – 1890. Landw. Jb. 19: 1–12.
Snieszko, S. F. et al. – 1947 Phytopathology 37: 635–649.
Staats-courant 16 september 1845.
Staats-courant 22 september 1845.
Steinbauer, G. P., – 1945. Maine agr. Exp. Stat. Orono, Bull. 434.
Stewart, F. C., – 1913. Agr. exp. Stat. Geneva, N.Y. Bull. 367.
Stille, B., – 1955. Z. Pfl.-bau Pfl.-schutz. 6: 125–133.
Stoughton, R. H., – 1930. Ann. appl. Biol. 17: 162–164.
Thomas, W. D., – 1946. Phytopathology 36: 322–324.
Thomas, W. D., – 1947. Thesis, Univ. Minnesota.
Thyn, G. A., – 1949. Pootaardappelhandel 3, no. 4 & 5.
Toxopeus, H. J., – 1950. Pootaardappelhandel 3: 22–23.
Uhlig, S., – 1955. Z. Ackerb. Pfl.-bau 99: 129–150.
Vis, C., – 1846. Ber. Meded. Gen. Landbouwk. Kruidk. 1e deel, 4e afl.: 2–3.
Vowinckel, O., – 1926. Arb. biol. Reichsanst. 14: 588–641.
Wade, E. K., – 1955. Pl. Dis. Notes, no. 6, Wisconsin.
Wager, V. A., – 1943. Rev. appl. Mycol. 22: 223.
Waggoner, P. E., – 1952. Phytopathology 42: 323–328.
Wallin, J. R. & R. H. Shaw, – 1953. J. Sci. Iowa State Coll. 28: 261–267.
Wallin, J. R. & P. E. Waggoner, – 1950. Pl. Dis. Reptr., Suppl. 190: 19–33.
Winkelmann, – 1949. Biol. Zentralanst. Braunschweig, Flugbl. E. 7.
Zaag, D. E. van der, – 1954. T. Pl.ziekten 60: 256–258.
Zimmermann, H., – 1924. Angew. Bot. 6: 51–53.